

502
Цена 2 руб 50 коп.

1948л
526



СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

КНИГА 22

В. Н. Любименко

МАТЕРИЯ И РАСТЕНИЯ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД
1924

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Под общей редакцией: А. Д. Архангельского, В. Ф. Кагана, Н. К.
Кольцова, В. А. Костицына, П. П. Лазарева и Л. А. Тарасевича

КНИГА 22

В. Н. ЛЮБИМЕНКО

МАТЕРИЯ И РАСТЕНИЯ

СИНТЕЗ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В РАСТИТЕЛЬНОМ ЦАРСТВЕ

1948 л

526

ТЕЛЬСТВО

7 1948 л
- 526

1992 г.

В. Н. ЛЮБИМЕНКО

МАТЕРИЯ И РАСТЕНИЯ

СИНТЕЗ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В РАСТИТЕЛЬНОМ ЦАРСТВЕ

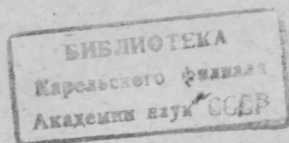
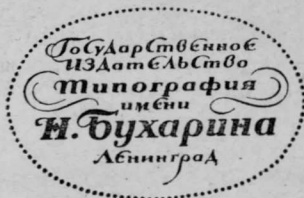
с 23 рисунками



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД
1924

1973 г.

1983

10481
526

ПРЕДИСЛОВИЕ.

XIX век по всей справедливости называется веком блестящего развития естественных наук и в частности биологии. За это время открылись широкие перспективы для экспериментального исследования, намечены новые направления, поставлены и отчасти решены крупнейшие вопросы, усовершенствованы методика и техника исследования, словом, построен обширный и прочный фундамент. Чтобы использовать это богатое наследие и продолжать постройку здания, ученым XX века пришлось углублять и расширять экспериментальные изыскания по готовым, уже намеченным направлениям, накапливать фактический материал и вообще производить детальную отделку разных частей обширного здания.

Естественным последствием такой работы явилось развитие специализации и, отчасти под влиянием умножения кадра научных работников, необычайное увеличение специальной литературы. Несмотря на огромное потрясение, которое испытала Европа вследствие войны, число специальных периодических научных изданий не только не уменьшилось, но даже возросло по сравнению с довоенным периодом. В широких размерах стали развиваться научные работы во внеевропейских странах, особенно в Америке и Японии. Кроме того число научных работ стало быстро увеличиваться также благодаря быстрому развитию прикладных наук, деятели которых все чаще и чаще стали производить исследования, имеющие общенаучный интерес.

В результате, чем дальше, тем труднее становится следить за общим прогрессом науки по оригинальным источникам, все более и более назревает необходимость в сжатых обзорах или монографиях, в которых читатель мог бы найти изложение современного состояния научных знаний по тому или иному крупному вопросу или отдельной специальной отрасли.

Идя навстречу этой необходимости, мы в настоящем труде пытаемся дать критическую сводку литературы, относящейся к процессу синтеза органического вещества в растительном царстве, а также пытаемся подвести итоги нашим современным научным знаниям в этой области.

Чтобы не рассеивать внимание читателя ссылками на отдельные оригинальные сочинения в подстрочных примечаниях, мы предпочли

дать списки этих сочинений в алфавитном порядке имен авторов в конце книги, отдельно для каждого из главных отделов. Необходимость экономить место не дает нам возможности привести исчерпывающие списки литературы. Чтобы устранить этот недостаток, мы указываем те статьи и книги, где читатель может найти дополнения к нашим спискам литературы.

Наш труд предназначен для лиц, получивших естественно-историческое образование, а также для натуралистов, далеких по своей специальности от физиологии растений. Мы будем, однако, благодарны тем специалистам-физиологам, которые возьмут на себя труд внимательно отнестись к нашему начинанию и указать его недостатки.

В. Любименко.

I. ВВЕДЕНИЕ.

Процесс синтеза органического вещества в растительном царстве имеет две различные стороны: биологическую и физико-химическую. С биологической точки зрения важно выяснить значение и роль этого процесса как в жизни растительного организма, так и в общей экономии живой природы. Физико-химическая сторона синтеза при этом отступает на второй план; она может интересовать биолога лишь постольку, поскольку из физико-химических реакций можно почерпнуть объяснение биологических явлений приспособления организма.

Синтез органического вещества можно, однако, рассматривать как физико-химический процесс, совершающийся на земле наряду с другими процессами геологического порядка. Значение его в таком случае определится из соотношения с другими геологическими процессами и из размеров того влияния, которое он может оказать на изменения в составе и структуре земной коры.

В нашем дальнейшем изложении мы будем иметь в виду главным образом биологическую сторону синтеза и будем уделять внимание физико-химической лишь постольку, поскольку она будет необходима для понимания отдельных биологических явлений.

Синтез органического вещества является одним из основных звеньев в той цепи физико-химических процессов, из которых складывается круговорот органического вещества на земле. Если мы условимся называть всю совокупность живых существ, населяющих землю, живой материей, то круговорот органического вещества представится нам как неизбежный результат жизненного процесса, который поддерживает устойчивость этой материи во времени.

Благодаря огромным успехам органической химии, в настоящее время синтез органических соединений из минеральных не представляет чего-либо принципиально неосуществимого в искусственных лабораторных условиях. В природных условиях, однако, до сих пор не найдено ни одного процесса, который приводил бы к синтезу органических соединений, если не считать простейших углеводов, относительно которых такая возможность не исключена, хотя и не доказана. Поэтому, без опасности сделать крупную ошибку, мы можем признать, что единственным источником прихода органического вещества на земле является синтетическая деятельность живой материи.

Живая материя, как известно, строго индивидуализирована; она состоит из отдельных самостоятельных единиц, называемых организмами. На-ряду с индивидуализацией в ней наблюдается также дифференцировка на отдельные породы или виды разной сложности организации, из которых каждый представлен известным числом однородных индивидуумов.

Биологически жизненный процесс выражается в смене во времени одних индивидуумов другими в пределах вида, а также в смене одних видов другими. Смена индивидуумов происходит без заметного изменения организации; она основана на присущем организмам свойстве размножаться. Некоторые авторы высказываются в том смысле, что органически каждый организм бессмертен; что смерть есть чисто случайное явление, которое наступает вследствие воздействия внешних агентов. Мы не будем останавливаться на этом вопросе, так как подробное обсуждение его завело бы нас слишком далеко. Заметим только, что если бы организм по своему строению вполне отвечал идеалу в том смысле, что при наличии благоприятных условий его деятельность не ограничивалась бы временем, то все же фактически это не могло бы быть осуществлено просто в силу изменчивости внешних условий. Во всяком случае история развития живого мира на земле ясно говорит за то, что существование отдельных индивидуумов во времени всегда было ограничено, что смерть представляет нормальное явление и что противовесом смерти служило и служит размножение, как средство к поддержанию жизни видов. Весьма возможно поэтому, что смена индивидуумов во времени, — индивидуальное обновление живой материи, — есть органический процесс, на котором основана устойчивость жизни. Отмершие организмы, как и выделения живых, являются главным источником мертвого органического вещества, которое рано или поздно минерализуется, т.е. превращается в исходные минеральные вещества.

Так как органическое вещество синтезируется из минеральных, то в результате индивидуальное обновление живой материи ведет к непрерывному превращению мертвой материи в живую и живой в мертвую.

Исходной величиной в данном случае является тот запас живой материи, который в каждый данный момент представлен общим числом живых индивидуумов всех видов растений и животных, существующих на земле. Этот запас мы будем называть *неприкосновенным запасом*, так как на его деятельности основано поддержание жизни. Абсолютная величина этого запаса не может быть в настоящее время определена даже приблизительно. Мы не будем приводить попыток некоторых авторов подойти к определению массы современного живого населения земли вычислительным путем, так как все эти попытки не имеют под собой сколько-нибудь прочной основы. Если до самого последнего времени мы не можем выразить точной цифрой людское население земли, то что же можно сказать о дикой флоре и фауне, о запасах живой ма-

терии в почве и в особенности в обширной толще воды морей и океанов? Чтобы ориентироваться в этих величинах и располагать хотя бы грубо-приблизительными цифрами, необходимы обширные исследования специального характера.

Точно так же нам неизвестна судьба неприкосновенного запаса живой материи в различные эпохи истории земли. Происходило ли постепенное накопление и увеличение этого запаса или же, напротив, количество его оставалось более или менее постоянным, — мы в сущности не знаем, как не знаем и момента самого возникновения живой материи на земле. В последнее время все чаще и чаще среди натуралистов раздаются голоса в пользу мысли о вечности живой материи. Отсутствие остатков и отпечатков живых существ в азойных и архейских слоях теперь уже не считается прямым доказательством того, что в те отдаленнейшие от нас времена жизни на земле не было. Остатки и отпечатки могли быть уничтожены непрерывно совершающимися вторичными процессами, и существует целый ряд косвенных указаний, что жизнь — старше геологической летописи, что ее начало, если таковое было, следует отнести к еще более древнему периоду истории земли, о котором геология не может дать никаких указаний,

Как бы то ни было, даже и тот период, от которого сохранились прямые следы жизни, достаточно длинен, чтобы можно было уверенно говорить о большой древности живой материи.

Ее непрерывное существование в течение столь долгого времени ясно говорит за то, что в основе ее устойчивости заключен определенный принцип, определенный закон всеобщего значения.

Биологически закон этот выражается в необычайной органически-неограниченной потенции к размножению у каждого вида. Наблюдение показывает, что размножение индивидуумов совершается в геометрической прогрессии, и потому понятно, что абсолютное число индивидуумов каждого вида в самое короткое время достигает максимума, возможного по физико-химическим и физико-географическим условиям. Таким образом, несмотря на гибель очень большого числа индивидуумов в том или ином месте, в тот или иной период, — жизнь вида неизменно будет сохраняться, если сохранится хотя бы минимальное число индивидуумов, способных к размножению: в самое короткое время эти оставшиеся индивидуумы, размножаясь, доведут общее число до возможного максимума. Если же по каким-либо причинам один вид совершенно угаснет, то другие виды, благодаря той же неограниченной потенции к размножению, быстро займут его место и пополнят происшедшую убыль в количестве живой материи.

История живого мира показывает, что виды так же смертны, как индивидуумы, с той только разницей, что продолжительность жизни их значительно превосходит таковую индивидуумов. Таким образом в историческом ходе развития живой материи совершаются два процесса обновления: индивидуальный и видовой. Благодаря индивидуальному размножению не только пополняется убыль от

смерти, но обычно образуется избыточное число индивидуумов. Так как этот процесс происходит в пределах каждого вида, то в результате неприкосновенный запас живой материи всегда представлен максимальным количеством ее, возможным в данную эпоху, в данных условиях. С другой стороны—дифференцировка живой материи на отдельные виды обычно сопровождается физиологической дифференцировкой, т.е. приспособлением разных видов к различным комбинациям физико-химических агентов мертвой среды. Это обстоятельство дает живой материи возможность занять на поверхности земли максимальную площадь обитания. Действительно, наблюдение показывает, что в нашу эпоху почти невозможно найти уголок на земле, который был бы совершенно лишен живых существ. Абсолютно необитаемыми на поверхности земли в настоящее время являются только неостывшие массы вулканической лавы — площадь поистине ничтожная.

Мы видим таким образом, что общая биологическая организация живой материи тщательно согласована с принципом максимальной неприкосновенности запаса. Благодаря индивидуализации и видовой дифференцировке, абсолютная величина неприкосновенного запаса может, подобно числу индивидуумов одного вида, изменяться в весьма широких пределах, нисколько не нарушая цельности всей массы живой материи: на фоне этих возможных частичных колебаний количество живой материи всегда будет достигать максимума, возможного в данную эпоху.

Признавая индивидуальное обновление нормальным органическим процессом, мы можем рассматривать его как приспособление к сохранению вида в изменчивых условиях минеральной среды. Тот же характер приспособительного органического процесса мы можем приписать и видовому обновлению; мы можем рассматривать его как средство к сохранению живой материи на возможно большом пространстве и в разные геологические эпохи, со сменой которых происходит радикальная смена физико-географических условий. Кроме того не исключена также возможность, что смена видов, сопровождаемая усложнением организации, увеличивает абсолютное количество живой материи на единицу обитаемой площади. Само собою разумеется, что мы вовсе не имеем в виду приписывать дифференцировке видов исключительно приспособительный характер. Напротив, мы уверены, что этот чисто биологический процесс совершается под влиянием внутренних, присущих живой материи импульсов, по существу, быть может, не имеющих ничего общего с приспособлением к условиям внешней среды.

Мы хотим только подчеркнуть, что биологическая организация живой материи весьма совершенна и находится в полном согласии с общим принципом наивозможно большего, максимального накопления живой массы в каждый данный момент на любом месте земного шара.

Выше уже было указано, что синтетическую деятельность живой материи можно считать единственным источником органи-

ческих соединений на земле. Число органических соединений, входящих в состав тела животных и растений, как известно, очень велико. В количественном отношении главную роль, однако, играют три группы веществ: белки, углеводы и жиры. Поэтому с общей физико-химической точки зрения индивидуальное обновление живой материи базируется на химическом превращении белков, углеводов и жиров.

Вещества эти синтезируются из минеральных соединений мертвой среды и затем, при отмирании отдельных индивидуумов, переходят в форму мертвого органического вещества, которое рано или поздно снова разлагается на исходные минеральные соединения. Процесс синтеза сопровождается накоплением энергии в потенциальной форме, так как материалом для построения органического вещества служат минеральные соединения, недействительные сами по себе, тогда как продукты синтеза включают большое количество потенциальной энергии.

Таким образом, жизненный процесс, совершающийся в живой материи и поддерживающий ее существование, сводится к круговороту белков, углеводов и жиров со всеми многочисленными производными от них, к круговороту, который выражается в непрерывно идущих реакциях синтеза и анализа (разложения). Круговорот этот сопровождается таким же круговоротом энергии, и потому, выражаясь образно, мы можем уподобить живую материю самозаряжающемуся аккумулятору, который непрерывно поддерживает свой заряд на максимальный для данных физико-химических условий высоте. В длинной цепи реакций, из которых складывается синтез и разложение органического вещества, различные категории живых существ занимают разное положение.

Обычное деление живого мира на два царства, растительное и животное, имеет под собой глубокое основание именно с точки зрения той химической работы, которую они совершают в общем круговороте органического вещества. В настоящее время мы с полной уверенностью можем утверждать, что весь приход органического вещества идет от растений, так как только растительный организм обладает способностью строить органическое вещество из минеральных веществ.

Что касается животного мира, то его существование поддерживается исключительно на счет органического вещества, заготовляемого растениями. По химическому составу животные отличаются от растений главным образом количественным преобладанием белков над углеводами. В то время как у растений количество белков лишь в редких случаях превышает 20% общего количества органических веществ и обыкновенно бывает значительно ниже, у животных количество белков нередко превышает 80% общего органического запаса. Поэтому с химической стороны мы можем охарактеризовать животный организм, как организм по преимуществу белковый, в противоположность растительному, который является по преимуществу углеводным организмом.

Деятельность животного мира внутри живой материи с химической точки зрения выражается главным образом в концентрации белков на счет углеводов. Насколько необходима такая химическая деятельность животных для поддержания жизни, насколько, другими словами, необходимо существование животных для сохранения живой материи,—при современном состоянии научных знаний определить нельзя.

Но и среди растений далеко не все виды обладают способностью синтезировать органическое вещество на счет минеральных. Помимо паразитов, питающихся соками живых растений и животных, в состав флоры входит также довольно обширная группа сапрофитов, усваивающих мертвое органическое вещество.

Так как прямое разложение мертвых остатков растений и животных под влиянием агентов минеральной среды совершается сравнительно медленно, то нельзя не признать, что деятельность сапрофитов весьма полезна в смысле ускорения минерализации органического вещества, а следовательно и общего круговорота в обновлении живой материи. В самом деле, если бы по каким-либо причинам минерализация мертвого органического вещества стала задерживаться, то поверхность земли мало-по-малу стала бы покрываться мертвыми остатками, и в результате все меньше и меньше оставалось бы места для тех растений, которые синтезируют органическое вещество из минеральных.

Поэтому понятно, что сапрофиты, ускоряющие процесс минерализации, столь же необходимы для устойчивости жизни на земле, как и растения, синтезирующие органическое вещество.

Синтез и минерализация белков, жиров и углеводов составляют химическую основу круговорота органического вещества, а с ним и живой материи. И мы видим, что организация живой материи как бы рассчитана не только на ускорение синтеза, но также и на ускорение минерализации.

Сочетание растений синтетиков с растениями сапрофитами представляет в высокой степени гармоничную химическую систему, деятельность которой может в любой момент и на любом месте земли обеспечить такое быстрое обновление живой материи, какое только возможно при данных физико-химических условиях минеральной среды.

Несмотря на энергичную деятельность сапрофитов, все же некоторая часть мертвого органического вещества ускользает от их переработки и минерализуется непосредственно. Минерализация идет в двух противоположных направлениях: при доступе кислорода воздуха—в сторону окисления, а в бескислородной среде—в сторону восстановления. Восстановительные процессы в конце концов приводят к образованию каменного угля. Благодаря широкому применению каменного угля как топлива, вопрос о его запасах получил большое практическое значение. Сделанные в этом направлении изыскания показали, что в общем запасы угля на материках в сущности не велики и недалеко то время, когда они будут совершенно исчерпаны.

Этот факт ясно говорит за то, что деятельность живой материи в процессе минерализации органического вещества в высокой степени совершенна. Если принять во внимание, что разрабатываемые в настоящее время запасы угля сохранились со времен каменноугольной эпохи, что этой эпохе предшествовали многие миллионы лет оживленной синтетической деятельности растения, то ничтожное количество этих запасов бросается в глаза.

Тот же принцип непрерывного синтеза и минерализации органического вещества положен в основу жизнедеятельности каждого отдельного организма. Само собой разумеется, что термин синтез в данном случае будет иметь различное значение, в зависимости от того, к какой категории организмов мы будем его применять. Животные, а также те из растений, которые усваивают готовое органическое вещество, синтезируют только новые формы органического вещества. По общему закону питания сложные органические соединения при этом расщепляются на соединения более простого строения, из которых затем синтезируются сложные соединения данного организма. Так, например, организм, усваивающий белки, расщепляет их до аминокислот, из которых затем синтезирует белки своего тела. Существенным отличительным признаком разнообразных синтезов одних форм органического вещества из других является отсутствие прибыли энергии. Организм, пользующийся готовым органическим веществом для новых синтезов, только расходует тот запас энергии, который он получил в материале. Иначе дело обстоит в том случае, когда органическое вещество синтезируется из минеральных; такой синтез всегда сопровождается поглощением энергии из минеральной среды и ведет к накоплению ее.

Процесс синтеза органического вещества из минеральных нередко называют ассимиляцией углерода и отождествляют его с процессом питания. Исходя из такого представления, растения, синтезирующие органическое вещество из минеральных, обычно называют автотрофными, в отличие от растений гетеротрофных, неспособных к такой форме синтеза и питающихся готовым органическим веществом. Нам думается, что такая терминология неправильна. Под термином питание нужно разуметь ту серию химических превращений, анализов и синтезов, которым подвергается готовое органическое вещество, как питательный материал. В этом отношении нет никакого существенного отличия между автотрофными и гетеротрофными растениями: и те, и другие одинаково начинают процесс питания с усвоения готового органического вещества. Кроме того, опыт показал, что растения, способные синтезировать органическое вещество из минеральных, могут питаться сапрофитно, если они имеют в своем распоряжении готовую органическую пищу.

Отсюда ясно, что синтез органического вещества из минеральных по существу представляет особую самостоятельную функцию, независимую от функции питания в тесном смысле этого слова. Поэтому в дальнейшем изложении мы и будем придерживаться этого взгляда.

Мы могли бы ограничить нашу задачу только рассмотрением синтеза углеводов из минеральных веществ, так как только эта форма синтеза сопровождается накоплением энергии и играет главную роль в приходе органического вещества. Ввиду того, однако, что полученная таким образом картина синтетической деятельности растительного организма была бы односторонней, мы решили включить в рамки нашей монографии также синтез белков, тем более что с этим синтезом связана фиксация атмосферного азота, которая имеет большое значение для синтеза углеводов из минеральных веществ.

Материал, из которого построено тело растения, не может выдержать сколько-нибудь значительного нагревания и потому понятно, что тепловая энергия находит в химической работе растения весьма ограниченное применение. Химическая и лучистая энергия являются как раз теми формами энергии, при помощи которых растение может осуществлять реакции синтеза при относительно невысокой температуре. Обе эти формы энергии растения действительно употребляют для своих синтетических реакций, и потому мы можем отличать по роду используемой энергии две формы синтеза: фотосинтез и хемосинтез.

Лучистая и химическая энергия могут быть употребляемы как для синтезов органических веществ из минеральных, так и для синтетических превращений одних органических веществ в другие.

Наибольшее значение имеют для нас те формы синтеза, которые сопровождаются накоплением органического вещества на счет минеральных; на этих формах мы и сосредоточим наше внимание, захватывая превращение одних органических веществ в другие лишь постольку, поскольку это необходимо для освещения синтетической работы в первом направлении.

На основании изложенных соображений мы будем в дальнейшем придерживаться следующей классификации различных форм синтеза, осуществляемых растительным организмом.

I. Синтезы органического вещества из минеральных.

А. Фотосинтез.

Б. Хемосинтез.

II. Синтетические превращения органических веществ, сопровождаемые усвоением минеральных.

А. Фиксация атмосферного азота.

Б. Синтез белков зелеными растениями.

Синтезы первой группы совершаются на счет энергии, добываемой из мертвой среды. Синтезы второй группы совершаются главным образом на счет химической энергии готового органиче-

ского вещества, которое при этом разлагается; их поэтому можно было бы отнести к категории хемосинтеза. По отношению к фиксации азота в этом отношении не может быть сомнения. Что же касается синтеза белков, то в нем принимает или может принимать участие также и свет; поэтому вопрос об энергетической стороне этого синтеза нельзя считать окончательно решенным.

Синтезы органического вещества из минеральных.

А. Фотосинтез.

ГЛАВА I.

Открытие фотосинтеза у растений и главные направления в экспериментальном его изучении.

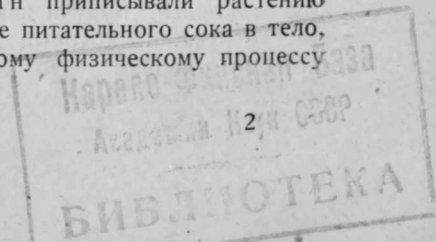
Искусственное разведение растений практикуется, как известно, с доисторических времен, и потому, казалось бы, уже под влиянием чисто эмпирических данных можно было бы получить определенное представление о питании зеленых растений и о значении в этом процессе их надземных частей.

Весьма характерно, однако, что питание растения приравнивалось к питанию животного, при чем корневая система рассматривалась как орган, соответствующий рту высших животных. Никакого сомнения не было в том, что растение заимствует свою пищу извне, т.-е. из почвы; весь вопрос сводился к тому, что именно служит пищей для растения, как эта пища проникает в тело растения и какими силами передвигается по его отдельным частям.

По представлению Аристотеля (IV в. до нашей эры), растения извлекают из земли совершенно готовую пищу, которая не требует никакого переваривания, и потому растение не выделяет никаких экскрементов. Этому представлению придерживались также некоторые из выдающихся ботаников средних веков, например Цезальпин, который в своем сочинении „De plantibus libri XVI“ (1583) пытается чисто спекулятивно определить, как питательный сок попадает внутрь тела растения и как он по телу передвигается.

И Аристотель, и Цезальпин приписывали растению совершенно пассивную роль: поступление питательного сока в тело, как и рост растения, уподоблялся простому физическому процессу на подобие кристаллизации.

Материя и растения.



Против этого представления были высказаны возражения Юнгиусом, который указал, что корневая система растений повидимому имеет специальные приспособления для отбора полезных веществ и что, подобно всем другим живым существам, растения также выделяют экскременты (например смолу) и значительную часть поглощенного сока повидимому испаряют. Юнгиус таким образом приписывал растению в процессе питания значительную активную роль. Это представление об активности в еще большей степени было развито ван-Гельмонтом (1577—1644), который обосновал свой вывод на данных специального опыта. Он посадил ивовую ветвь в горшок, наполненный землей, сухой вес которой был предварительно определен и оказался равным 200 фунтов. Горшок был покрыт крышкой, чтобы в него не попадала пыль; земля в горшке поливалась дождевой водой. Ивовая ветвь прекрасно развивалась, и через 5 лет ее вес увеличился на 164 фунта. Определение веса земли показало, что за тот же промежуток времени она потеряла в весе всего 2 унции. На основании данных этого опыта ван-Гельмонт заключил, что прибыль в весе у ивы произошла на счет воды и что из воды образуются различные вещества, из которых строится тело растения.

Опыт ван-Гельмонта сделался классическим как потому, что это был первый сознательный опыт по физиологии растений, так и потому, что он был неправильно понят самим автором. Во всяком случае этим опытом впервые было доказано, что растение в своем питании далеко не пассивно, что ему принадлежит весьма важная синтетическая роль в превращении тех веществ, которые оно заимствует извне в качестве питательного материала.

После ван-Гельмонта идея об активной синтетической деятельности растения стала принимать все более и более ясные формы. Развитию этой идеи способствовало утверждение положения, что в растении сок движется в двух взаимно-противоположных направлениях: от корней по древесине — вверх к кроне и листьям, и от листьев по коре — к корням. Такая картина движения соков в теле растения рисовалась одними учеными просто по аналогии с животными; предполагалось, что и у растений должно быть круговращение соков; другие, напротив, предполагали, что ток, идущий от корней, приносит свежий материал из которого растение prepares годные к усвоению вещества; эти вещества затем передвигаются по коре к местам потребления.

Важным шагом вперед была затем высказанная Мальпиги („*Anatomes plantarum idea*“, 1671) мысль, что листья как раз и служат теми органами, которые готовят необходимые для роста вещества из сырого материала, приносимого восходящим током от корней. Будучи анатомом, Мальпиги весьма точно намечает те пути, по которым движутся соки от корней к листьям и от листьев к корням. Что касается значения и роли листьев в переработке сырого материала, то она была определена в сущности

путем опыта над тыквой. Семядоли тыквы, которые после прорастания семени разрастаются и принимают форму зеленых листьев, Мальпиги признал за настоящие листья. Он заметил вместе с тем, что если удалить семядоли, то проросток не развивается; отсюда естественно было сделать вывод, что так же губительно должно отозваться и удаление других листьев, и что именно в листьях силою солнечных лучей происходит переработка доставляемого корнями сырого материала. Этот материал смешивается с соком листовой ткани, при чем происходит новое соединение составных частей, и вода выделяется в виде пара.

Идея о синтетической деятельности надземных частей растений у Мальпиги таким образом приняла совершенно ясные формы, и его учение о питании растения было настолько близко к истине, насколько это было вообще возможно при тогдашнем состоянии химических знаний. Брошенная Мальпиги вскользь мысль, что в синтетической деятельности листа может принимать участие свет, затем повторяется у Гэльза (1677—1761). Этот блестящий физиолог-экспериментатор, правда, больше обращает внимания на ту работу листьев, которая осуществляется ими в процессе поднятия сока и испарения воды; поэтому главную роль листовых органов в процессе питания он видит в том, что они извлекают питательные вещества из земли и испаряют излишнюю воду, удерживая твердые вещества, как соль, селитра и др. Тем не менее, он высказывает предположение, что проникающий в ткани листа свет быть может содействует облагораживанию веществ, находящихся в растении. Так как, с другой стороны, Гэльз определенно утверждает, что в состав растения входят также газы (воздух), что питательным материалом служит воздух, то в конце концов истинная роль надземных органов в питании растения все более и более выясняется.

В знаменитом сочинении Гэльза „*Statistical essays*“, впервые появившемся в 1727 г., мы находим уже основы современной физиологии растений, где выводы опираются на данные экспериментального исследования. Нельзя не отметить, однако, что правильные теоретические выводы Мальпиги и Гэльза о роли листьев в питании растения затем утериваются, и у позднейших физиологов, например у Дюгамеля, мы опять встречаем ложное представление.

В своем известном сочинении „*Physique des arbres*“ (1758) Дюгамель рассматривает листья просто как помпу, выкачивающую сок из корней, и цитирует взгляд Мальпиги на синтетическую роль этих органов просто как курьез.

Этот застой в физиологии растений объясняется главным образом недостаточным быстрым прогрессом химических знаний, которые были совершенно необходимы для фактического обоснования того положения, что значительную часть своего строительного материала растение извлекает из атмосферы, и что листья как раз являются теми органами, где происходит химическая переработка этого материала. Не следует упускать из виду, что кислород был открыт Пристлеем в 1774 г., что только в 1785 г. Лавуазье окон-

чательно освободился от теории флогистона и создал прочное основание для развития современной химии, а с ней и для физиологии растений.

Первые опыты химического характера над синтетической деятельностью листьев были сделаны Пристлеем (1779), который констатировал, что зеленое растение может выделять кислород под влиянием солнечного света. Он, однако, не использовал своего открытия для обоснования физиологии питания растений и потому по всей справедливости первым основателем точного учения о синтетической деятельности листьев считается Ингенгуз (1730—1799).

В 1799 г. было опубликовано его сочинение под заглавием: „Experiments upon vegetables, discovering their great power of purifying the common air in the sunshine and of injuring it in the shade and at night“, которое тотчас же было переведено на немецкий, голландский и французский языки.

Уже из заглавия видно, что Иngenгуз не только имел ясное представление о синтетической деятельности листьев, но что он был первым, открывшим газовый обмен дыхания у растений. Ингенгуз признается, что ему самому сначала было неясно значение его открытий до тех пор пока Лавуазье не создал своей теории химических процессов.

Общий вывод, к которому пришел Ингенгуз, может быть сформулирован таким образом: все растения и все живые части растения непрерывно выделяют углекислый газ, но зеленые листья и побеги при освещении их солнечным или ярким диффузным светом выделяют кислород. Этот процесс выделения кислорода Ингенгуз связывал с питанием; по его мнению, атмосферный углекислый газ составляет если не единственный, то во всяком случае главный источник углерода в растениях.

Этот вывод становился в резкое противоречие с господствовавшим тогда взглядом, что углерод растение черпает из почвы; кроме того, он для своего времени отличался большой смелостью, так как относительно малое содержание углекислого газа в атмосфере естественно должно было вызывать сомнение в том, чтобы из этого источника растение могло покрывать свою потребность в углероде.

Одновременно с Ингенгузом теми же вопросами питания растения занимался Сенебье (1742—1809), который опубликовал в 1800 г. свою „Physiologie végétale“, где были систематизированы все научные данные этой эпохи, касающиеся процесса питания. Хотя после работ Ингенгуза уже трудно было отрицать возможность усвоения углекислого газа растением в качестве источника углерода, однако Сенебье очень основательно анализирует этот вопрос и окончательно устанавливает, что выделяемый на свету кислород действительно происходит из поглощенного углекислого газа, что только зеленые части растения и никакие другие не могут разлагать углекислый газ, и что, наконец, имеющийся в воздухе запас углекислого газа достаточно велик, чтобы обеспечить растение углеродом.

Любопытно отметить весьма характерную для эпохи ошибку Сенебье: хотя он сам убедился, что зеленые листья разлагают углекислый газ в окружающей их атмосфере, тем не менее он все же утверждает, что углекислый газ доставляется листьями через корни.

Вслед за физиологией Сенебье, в 1804 г. появилось блестящее сочинение Соссюра (1767—1845) под заглавием: „Recherches chimiques sur la végétation“, где впервые мы находим данные о количественной стороне синтетической работы листьев. Сочинение это в сущности захватывает все стороны питания зеленого растения. Благодаря экспериментальному количественному исследованию, Соссюр впервые определенно установил, что главную массу органического вещества растение строит на счет углекислого газа и воды, что следовательно другие вещества, поглощаемые из почвы, в количественном отношении отступают на второй план. Далее путем опытов Соссюр выяснил, что на каждый объем поглощаемого растением углекислого газа выделяется определенный объем кислорода, что обогащение воздуха углекислым газом сверх известного предела (8%) в тени и темноте действует вредно на растение, что для успешной работы разложения углекислого газа необходимо относительно яркое освещение, что работа эта является нормальной деятельностью листьев, так как без нее растение погибает. Вместе с тем путем опыта Соссюр доказал также и необходимость дыхания для растений, так как их рост прекращается, если нормальное дыхание не происходит.

Так как фотосинтез и дыхание внешним образом проявляются в обмене газообразных кислорода и углекислого газа и так как истинное значение дыхания у растений еще не вполне было выяснено, то оба эти процесса нередко соединялись в один. При этом предполагалось, что зеленым частям растений свойственно двойного рода дыхание: обыкновенное, или ночное, и особое, или дневное. Любопытно отметить вместе с тем, что некоторые видные немецкие ботаники 40-х годов XIX в., как например Мейен, главное значение придавали ночному дыханию, а дневное считали процессом несущественным в общей физиологической деятельности растения. Подобные представления могли сохраняться в ботанических ученых кругах без сомнения только вследствие недостаточной оценки трудов Сенебье и Соссюра. С другой стороны, агрономический опыт ясно показывал, что богатые гумусом почвы отличаются особенно большим плодородием и потому естественно возникала мысль, что по крайней мере часть углерода заимствуется растением из гумуса почвы. Против этой, так называемой гумусовой теории встал Либих, который в своем знаменитом сочинении „Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie“ (1840) доказывал, что гумус вообще растениями не усваивается. Однако, только в половине XIX в. точными опытами Буссэно было неопровержимо доказано, что растение может успешно развиваться на прокаленной, лишенной даже следов гумуса почве и что

следовательно весь содержащийся в зеленом растении углерод происходит из углекислого газа атмосферы.

Такова в кратких чертах история открытия фотосинтеза и первых этапов качественного и количественного изучения его различных сторон. В общем, к половине XIX в. было вполне выяснено громадное значение этого процесса как для растения, так и для живого мира вообще, и вместе с тем были установлены и главнейшие черты синтетической деятельности зеленых листьев.

Дальнейшая исследовательская работа пошла по двум разным направлениям, именно в направлении физико-химическом и в направлении биологическом.

Задачей первого направления было выяснение всей той цепи физических и химических реакций, из которых складывается процесс фотосинтеза. Само собой разумеется, что конечной целью подобных работ является осуществление фотосинтеза в искусственных условиях, вне организма растения. Для достижения этой цели, однако, совершенно необходимо было выяснить сначала, как осуществляется фотосинтез в живой ткани растения, как построен фотосинтетический аппарат и каковы те внешние и внутренние условия, которые определяют течение фотосинтетического процесса. В круг физико-химических исследований, таким образом, естественно вошло разрешение целого ряда вопросов чисто-физиологического характера. В постановке и разработке этих вопросов, однако, главное внимание исследователей сосредоточивалось на физико-химической стороне всего процесса, и само растение рассматривалось лишь как физико-химический аппарат.

Второе направление, напротив, ставило своей задачей осветить биологическую сторону фотосинтеза, значение этого процесса для организма, внутреннюю регуляцию его и приспособление фотосинтезирующего органа к разным комбинациям внешних условий. Для исследователей этого направления физико-химические реакции имели значение лишь постольку, поскольку они могли выяснить вопросы чисто физиологического характера, разрешение которых стояло на первом месте.

Оба указанные направления выражены в специальной литературе с достаточной определенностью и представлены рядом работ, которые легко распределяются в ту или иную группу. Наряду с такими типичными работами мы встречаем также исследования смешанного характера, где оба направления перекрещиваются.

Для удобства обзора мы в дальнейшем изложении будем придерживаться принципа разграничения физико-химической и биологической сторон фотосинтеза, отступая от него лишь в тех случаях, когда это необходимо в интересах цельности. Так как в историческом ходе исследования на первый план были поставлены физико-химические реакции, то мы и начнем наш обзор с рассмотрения физико-химической стороны фотосинтеза ¹⁾.

¹⁾ Литературу, касающуюся этой главы, можно найти у Radl, E. „Geschichte der biologischen Theorien“, Leipzig, 1903—1909; Sachs, J. „Geschichte der Botanik“, München, 1875.

ГЛАВА II.

Основные методы количественного определения энергии фотосинтеза и их сравнительная характеристика.

Качественное исследование процесса фотосинтеза, как мы видели, привело к выводу, что внешним образом он выражается в определенном газовом обмене зеленых частей, именно в поглощении углекислого газа и выделении кислорода. Отсюда естественно было положить в основание технических методов изучения процесса газовый обмен; действительно, учет поглощения углекислого газа и выделения кислорода с самого начала получил широкое применение в практике экспериментального исследования фотосинтеза. При исследованиях качественного характера, когда нужно только констатировать наличие фотосинтеза, обычно пользуются выделением кислорода.

Классический прием, ведущий свое начало от Ингенгуза, сводится к тому, что в стакан с водой помещают какое-либо водное растение (нитчатую водоросль, *Elodea canadensis* и др.) и покрывают его воронкой, на шейку которой надевают пробирку, предварительно наполненную водою. При ярком освещении, если к тому же вода была предварительно обогащена углекислым газом, происходит выделение газа из растения; газ этот собирается в пробирке и затем экспериментатор путем обычной качественной пробы констатирует, что он состоит почти из чистого кислорода (рис. 1).

При производстве подобных опытов естественно было сделать наблюдение, что у водных растений из пораненных мест выделяются очень мелкие пузырьки газа одинакового или почти одинакового объема. Наблюдение это привело к изменению метода в том

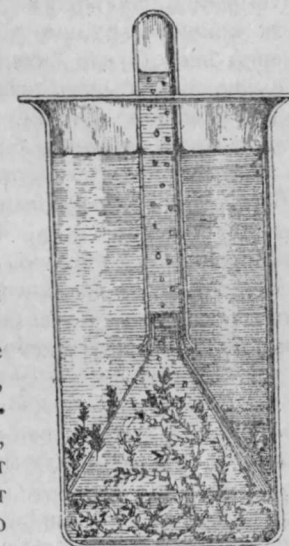


Рис. 1. Качественная проба на фотосинтез по выделению газа водными растениями.

смысле, что о наличии фотосинтеза судят по выделению пузырьков газа из нарочито перерезанных веток водного растения.

Так как выделение пузырьков при постоянстве всех прочих условий происходит с большой равномерностью и эта равномерность тотчас нарушается, как только наступает какое-либо изменение в освещении, температуре и других условиях, то в дальнейшем метод наблюдения пузырьков перешел в количественный метод счета пузырьков.

Предложенный впервые Дютроше в 1837 г., он быстро приобрел право гражданства и сделался классическим в научных изысканиях по фотосинтезу. Классическим сделался также и объект, наиболее удобный для применения этого метода, именно *Elodea canadensis*. С этим растением было проделано громадное число опытов по самым различным вопросам, касающимся фотосинтеза.

На практике обычно приходится считаться с известной капризностью метода, когда дело идет о точных сравнительных исследованиях. Необходимо подобрать такую веточку, которая давала бы равномерную цепочку не слишком крупных и не слишком мелких пузырьков, необходимо установить также и размеры веточки, так как слишком крупные ветви трудно равномерно осветить и равномерно нагреть или охладить. Веточки в 2—3 сантиметра длиной обыкновенно бывают наиболее удобны для производства опытов.

Помещая веточку отрезом вверх в стеклянный, наполненный водой сосуд, можно наблюдать за выделением пузырьков через лупу и вести отсчет по хронометру. Обыкновенно для опытов берут воду, обогащенную углекислым газом, при чем лучше употреблять сравнительно большой сосуд, чтобы обеспечить равномерный приток углекислого газа к растению. При точных исследованиях следует вообще избегать воды, насыщенной газами; контролем в данном случае может служить моментальное прекращение выделения пузырьков кислорода из веточки при ее затенении.

Удобство этого метода заключается в том, что на одном и том же объекте можно сделать ряд сравнительных определений; кроме того, — и это весьма существенно, — продолжительность каждого отдельного опыта может быть очень короткой, до одной и даже до $\frac{1}{4}$ минуты.

На-ряду с этими весьма ценными качествами метод счета пузырьков имеет и ряд весьма существенных недостатков. Во-первых, измерение энергии или скорости фотосинтеза имеет здесь относительный, а не абсолютный характер; поэтому для решения целого ряда существенных вопросов метод этот неприложим уже в силу относительности.

Далее, как ни равномерно происходит выделение пузырьков газа, все же нет гарантии в том, что объем каждого отдельного пузырька, который в данном случае служит единицей для сравнения, остается одинаковым при различных изменениях внешних условий.

Наконец, — и это самое главное, — нет никакой гарантии в том, что в отдельных пузырьках остается неизменным состав газа и

количество кислорода. Специально произведенные анализы выделения газа показали, что это далеко не всегда почти чистый кислород; по данным Волкова, работавшего с *Ceratophyllum*, оказалось, что в выделяемом на свету этим растением газе количество кислорода колеблется от 98 до 54%. Это непостоянство состава выделяемого газа обуславливается непостоянством состава его в межклетных ходах и каналах водных растений. Растения эти, как известно, обладают специальными газовыми вместилищами внутри тканей. Состав газа в них, как показали анализы, меняется в широких пределах; обычно днем, при энергичном фотосинтезе, происходит обогащение кислородом, а ночью, наоборот, — количество кислорода значительно уменьшается, и возрастает относительное количество азота.

Так как выделение пузырьков происходит по существу из межклетных ходов, то понятно, что к выделяемому зеленой тканью кислороду всегда примешивается некоторое количество газа неопределенного и колеблющегося состава из газовых резервуаров растения.

Чтобы устранить этот весьма серьезный недостаток метода счета пузырьков, некоторые авторы (Тимирязев) пытались собирать выделяемый газ и определять его объем и состав обычными способами. Такая модификация, однако, вводя известное улучшение, в то же время лишает метод его наиболее ценного достоинства, именно возможности производить кратковременные опыты; чтобы собрать количество газа, достаточное для точного измерения и анализа его состава, необходимо значительно увеличить продолжительность каждого отдельного опыта. Кроме того, собирание газа над водой также не может не отразиться на точности полученных таким способом аналитических данных. В новейшее время Круг (1918) предложил специальный прибор для анализа газа, позволяющий брать очень малые количества его (2 куб. миллиметра).

Наконец, нельзя упускать из виду также и того весьма существенного обстоятельства, что методом счета пузырьков определяется в сущности суммарный процесс газового обмена, состоящий из фотосинтеза и дыхания.

Принимая во внимание все указанные недостатки, нельзя не притти к выводу, что метод счета пузырьков, будучи очень удобным для работ качественного характера, совершенно неприложим во всех тех случаях, когда требуется точный учет энергии фотосинтеза.

Чтобы констатировать выделение кислорода, а с ним и наличие фотосинтеза, можно применить, вообще говоря, любой индикатор на кислород. В качестве таких индикаторов были предложены венозная кровь (Гоппе-Зейлер в 1879 г., Энгельманн в 1888 г.), фосфор (Буссенго в 1869 г.), белое индиго (Бейеринк в 1890 г.) двигающиеся (Энгельманн в 1881 г.) и светящиеся бактерии (Бейеринк в 1890 г.).

Общим и весьма существенным недостатком применения всех подобных индикаторов является невозможность учитывать газовый обмен фотосинтеза отдельно от дыхания. При очень слабой энергии фотосинтеза, количество кислорода выделяемого может быть меньше количе-

ства поглощаемого вследствие дыхания. В этом случае в сущности никакого выделения кислорода в окружающую растение среду не происходит; напротив, растение будет поглощать из окружающей среды недостающий ему кислород, и фактически наличие фотосинтеза обнаруживается лишь в том, что растение выделяет меньшее количество углекислого газа, так как часть его разлагается в зеленой ткани. Отсюда ясно, что как бы ни был чувствителен индикатор к малейшим следам выделяемого кислорода, чувствительность его к самому фотосинтезу будет всегда невысокой, так как он начинает реагировать только тогда, когда количество производимого кислорода покрывает потребность в нем вследствие дыхания, и избыток этого газа станет выделяться в окружающую растение среду.

Так как абсолютное количество кислорода, поглощаемого в дыхательном процессе, увеличивается вместе с температурой, то понятно, что при повышенных температурах энергия фотосинтеза может достигнуть значительной величины, оставаясь за пределами чувствительности индикатора. Мы считаем необходимым подчеркнуть это обстоятельство, так как большинство авторов упускает его из виду.

Вторым недостатком применения индикаторов является необходимость создавать вокруг растения бескислородную среду, что в техническом отношении часто создает затруднения.

Нельзя не заметить, впрочем, что индикаторы на выделяющийся кислород не нашли широкого применения даже в работах качественного характера. Исключение составляет только метод Энгельманна, основанный на применении таких бактерий, которые обнаруживают движение только в присутствии кислорода.

Главное достоинство этого метода, не превзойденное никаким другим, заключается в том, что он позволяет точно определить ту часть клетки, из которой происходит выделение кислорода.

Так как движение бактерий можно наблюдать только под микроскопом, то понятно, что и вся работа ведется с микроскопически-малыми объектами. Сущность приема сводится к тому, что на предметное стекло в каплю воды или подходящего раствора вносится испытуемый на фотосинтез объект и небольшое количество жидкости с разводкой бактерий. Полученный таким образом препарат покрывается затем покровным стеклом, края которого обмазываются вазелином, чтобы воспрепятствовать доступу кислорода под стекло. Если препарат оставить в темноте, то через некоторое время бактерии, потребивши весь запас кислорода в жидкости, перестают двигаться. Освещая затем препарат на столике микроскопа, легко констатировать, что когда свет падает на зеленую часть клетки, то бактерии приходят в движение и начинают скопляться в тех местах, где происходит выделение кислорода.

Метод Энгельманна можно применять также и для количественных измерений, если есть возможность точно регулировать напряженность падающего на объект света. В простейших случаях определяют минимальный диаметр диафрагмы, при котором свет,

падающий на объект, вызывает движение бактерий; энергия фотосинтеза будет в таком случае обратно-пропорциональна диаметру диафрагмы, если сравнивать разные объекты или разные условия фотосинтетической работы.

Иногда в целях количественного измерения пользуются определением максимального расстояния от объекта, на которое еще доходит выделяемый кислород. Так например Коль (1906) помещал под покровное стекло две параллельные нити спирогиры и определял наибольшее расстояние между ними, при котором бактерии, находящиеся посредине, еще обнаруживают движение.

Число видов бактерий, которые могут быть использованы для подобных работ, довольно велико, и многие из них сравнительно легко иметь в чистых культурах (например *Bacterium fluorescens liquae-faciens*, *Spirillum rubrum*, *Sp. undula*). При исследованиях количественного характера без сомнения лучше пользоваться чистыми культурами одного какого-либо определенного вида, так как чувствительность к кислороду у разных видов может варьировать.

Как уже замечено выше, метод Энгельманна занимает совершенно особое место именно потому, что он позволяет видеть и точно установить то место в ткани или клетке, где происходит выделение кислорода; кроме того, он позволяет исследовать в одиночку микроскопические объекты, что представляет известные выгоды при изучении низших зеленых растений. Во всех остальных отношениях метод этот не только не превосходит метода счета пузырьков, но скорее уступает ему. Дело в том, что функция движения бактерий, как всякая физиологическая функция организма, зависит не от одного кислорода, но от целого ряда других факторов или условий, внутренних и внешних. Поэтому, если оживленное движение может служить показателем наличия кислорода, то отсутствие движения или вялость его далеко еще не могут быть приняты за доказательство отсутствия кислорода в среде, так как то и другое может происходить под влиянием других факторов, независимо от кислорода. Неудивительно поэтому, что, вообще говоря, метод Энгельманна, несмотря на всю его простоту и изящество, все же не нашел широкого применения.

Так как газовый обмен фотосинтеза сводится к поглощению углекислого газа и выделению кислорода, то наиболее полное представление о ходе процесса, без сомнения, могут дать только методы газометрические, допускающие точный учет обоих обмениваемых газов. Применение этих методов началось со времен Ингенгуза, и все довольно разнообразные модификации их можно свести к двум категориям: к методам первой категории относятся все те, при применении которых фотосинтезирующий объект помещается в замкнутый сосуд с определенным объемом газовой смеси; при методах второй категории фотосинтезирующий объект помещается в сосуд, через который пропускается ток газовой смеси.

И в том, и в другом случае учет обмениваемых газов производится отдельно, по окончании опыта. Независимо от приемов

анализа газов самого по себе, помещение объекта в замкнутую атмосферу или в ток газовой смеси имеет определенное физиологическое значение. Помещение в замкнутую атмосферу имеет тот существенный недостаток, что благодаря фотосинтезу и дыханию количественное соотношение кислорода и углекислого газа изменяется во время самого опыта.

При оживленном ходе фотосинтеза количество углекислого газа, например, может к концу опыта значительно понизиться по сравнению с первоначальным, что уже само по себе может оказать влияние на ход процесса. Это обстоятельство естественно ограничивает продолжительность каждого отдельного опыта. Чтобы устранить влияние больших количественных колебаний в содержании углекислого газа в замкнутой атмосфере, продолжительность опыта приходится сокращать до возможного минимума. Вторым не менее существенным недостатком является необходимость применения газовой смеси, значительно обогащенной углекислым газом, так как по техническим соображениям приходится ограничивать объем газовой смеси, употребляемой для каждого отдельного опыта. На практике обычно употребляют газовую смесь, состоящую из воздуха и 4—10% углекислого газа по объему, рассчитывая объем газовой смеси таким образом, чтобы к концу опыта оставалась приблизительно половина непоглощенного углекислого газа. Принимая во внимание указанные недостатки, прием заключения объекта в замкнутую атмосферу можно считать пригодным лишь в том случае, когда не требуется очень продолжительных опытов и когда содержание углекислого газа в газовой смеси может быть повышено по крайней мере до 3—4%.

Помещение объекта в камеру или сосуд, через который пропускается ток газовой смеси, имеет несомненное преимущество в смысле поддержания постоянства в количестве углекислого газа; поэтому продолжительность каждого отдельного опыта может быть неограничена. Кроме того, камеру, через которую пропускается ток газа, можно легко укрепить таким образом, чтобы в нее можно было поместить лист, не отделяя его от растения; это обстоятельство также имеет существенное значение для решения целого ряда физиологических вопросов.

Наконец, при поддержании постоянного тока газа, количество углекислого газа в смеси можно варьировать в любом отношении, а также производить ряд разнообразных опытов с одним и тем же объектом. При всех этих преимуществах метод пропускания тока газовой смеси имеет и свои недостатки. Наиболее существенным является необходимость оперировать с значительными объемами газа, которые трудно или невозможно анализировать обычным эвдиометрическим методом. Приходится прибегать к весовому определению, что при точных исследованиях неминуемо вызывает значительное увеличение продолжительности каждого отдельного опыта. В новейших работах Вильштеттера и Штолля (1918) минимальная продолжительность каждого отдельного опыта,

необходимая для точного учета углекислого газа, равнялась 20 минутам.

Поэтому понятно, что те изменения, которые совершаются в более короткие промежутки времени, не могут быть учтены этим методом. Кроме того, — и это самое главное, — при наполнении камеры искусственно приготовленной газовой смесью приходится предварительно вытеснить воздух, что занимает немало времени (20 минут в работах Вильштеттера и Штолля) и лишает возможности следить за работой листа в первые моменты после начала пропускания тока газовой смеси. Необходимость считаться с так называемым „вредным пространством“ при методе пропускания газового тока, вообще говоря, создает на практике различные затруднения.

Идеальным был бы такой метод, при котором работу листа можно было бы вести в токе газовой смеси и в то же время в любой момент точно учитывать количество обоих обмениваемых газов. Таким методом пока мы не располагаем, и потому в практике исследования приходится комбинировать метод замкнутой атмосферы с методом пропускания газа, в зависимости от характера поставленного вопроса. Нельзя не заметить, однако, что у отдельных авторов наблюдается пристрастие к тому или другому приему, и это обычно отражается на результатах работы.

Как уже замечено выше, самый анализ газа производится отдельно по окончании опыта. При работах в замкнутой атмосфере в прежнее время пользовались эвдиометрическими цилиндрическими трубками; впоследствии стали употреблять трубки, верхняя часть которых делалась в виде плоской расширенной камеры, служащей для помещения листа. Эта предосторожность совершенно необходима, так как стенка цилиндрической трубки действует как собирательная линза, вследствие чего получается крайне неравномерное освещение разных частей плоского листа (рис. 2 и 3).

В эвдиометрическую трубку, помещенную открытым концом в сосуд со ртутью, вводится воздух и некоторое количество углекислого газа; от приготовленной таким образом газовой смеси берут пробу газа для анализа, точно определяют объем оставшейся в трубке газовой смеси и вводят лист, укрепленный на проволоке таким образом, чтобы потом его можно было вытащить из трубки, не впуская в нее наружного воздуха. По окончании опыта вынимают из трубки лист, снова определяют объем газовой смеси в эвдиометре и берут новую порцию газа для анализа.

Так как фотосинтез не изменяет объема газа, и дыхание при кратковременных опытах также не вносит существенного изменения, то на практике нередко применяют однократное определение объема газовой смеси перед началом опыта. При этом выгодно пользоваться объемистым газометром в виде опрокинутого над ртутью стеклянного колокола. В таком газометре сохраняется значительный запас заранее приготовленной газовой смеси, которую и можно брать при помощи специальной газовой пипетки, соединенной с ко-

локолом. Вместо обыкновенных эвдиометров, листья помещают в специальные плоские пробирки емкостью в 15—30 куб. сантиметров. Пробирку сначала наполняют ртутью, предварительно поместив в нее лист; затем при помощи газовой пипетки вводят газовую смесь, вытесняя ртуть. Для определения объема введенного газа пробирка предварительно градуируется, а само определение можно вести в ванне с ртутью совершенно таким же образом, как и в эвдиометрической трубке.

Чтобы устранить большое число вычислений, выгоднее отмеривать один и тот же объем газовой смеси, производя это отмеривание в самой газовой пипетке, соединенной с газометром. Беря для каждой пробирки всегда одно и то же количество газовой смеси, 10 или 20 куб. сантиметров, затем остается только ввести поправки

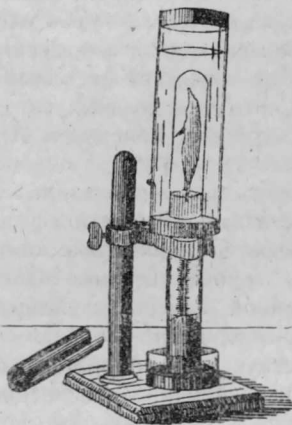


Рис. 2. Газометрический метод определения энергии фотосинтеза. Лист помещен в эвдиометрическую трубку с газовой смесью, замкнутой снизу ртутью. Верхняя часть эвдиометра помещена в сосуд с водой для регулирования температуры листа.

на температуру и давление воздуха, чтобы получить абсолютные количества кислорода и углекислого газа для целой серии однородных опытов. Само собою разумеется, что в этом случае газовая пипетка должна быть сконструирована таким образом, чтобы в ней была специальная градуированная трубка и чтобы отмеривание газа можно было производить при атмосферном давлении.

Что касается самого анализа газовой смеси, то при опытах в замкнутой атмосфере приходится применять объемный анализ, основанный на применении поглотителей, обычно едкого кали — для углекислого газа и пирогаллата калия — для кислорода.

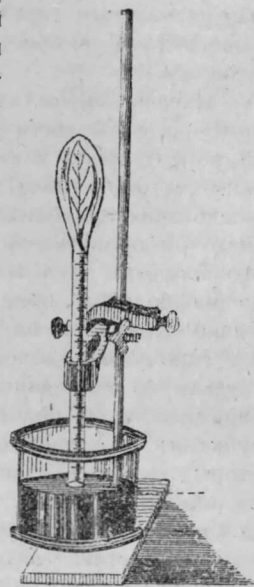


Рис. 3. Тот же метод. Эвдиометр сверху имеет расширение с плоскими стеклами для помещения листа.

Если пробы газа для опыта достаточно велики, то можно пользоваться прибором Дойера, для которого требуется не менее 3 куб. сантиметров газа. Гораздо удобнее для физиологических опытов, однако, специальные приборы, сконструированные Половцевым и Боннье и Манженом, так как они позволяют анализировать очень малые пробы газа, выражаемые долями куб. см. По быстроте производства анализа на первом месте стоит прибор Боннье и Манжена в его новейшей конструкции. В приборе Половцева введено значительное улучшение Рихтером, который предложил определять кислород путем взрыва с водородом при помощи электрической искры. Увеличивая точность определения, улучшение это, однако, несколько усложняет операции анализа, так как необходимо располагать чистым водородом и спиралью Румфорда. При пропускании тока газа, как уже замечено, приходится оперировать с большим количеством газовой смеси, и потому применение объемного анализа технически неудобно. В этом случае обычно пользуются весовым анализом, пропуская ток газа, после того как он прошел через камеру с листом, через трубки с едким натром для поглощения остатков углекислого газа. С той же целью используются трубками Петтенкофера с раствором едкого барита, при чем количество связанного углекислого газа определяется титрованием барита. При работах с током газа обычно ограничиваются определением одного углекислого газа, так как определение кислорода встречает значительные технические затруднения. В новейшей работе Вильштеттера и Штолля, однако, было сделано и определение кислорода путем объемного анализа отдельных очень больших проб газа (200 куб. см), которые отсасывались особой пипеткой.

Нельзя не упомянуть также, что в некоторых случаях возможно определить количество углекислого газа и кислорода в замкнутой атмосфере при помощи чувствительного манометра, наблюдая разницу в давлении до опыта и после окончания опыта. Этим методом пользовался Варбург (1919) в своих опытах над одноклеточной водорослью *Chlorella*, которая в виде водной суспензии помещалась в небольшие сосуды, соединенные с манометрами.

Вследствие более слабой растворимости кислорода в воде по сравнению с углекислым газом, фотосинтез в этих условиях приводит к повышению давления газа, заключенного в сосуде.

Этот же манометрический метод может быть применен и в том случае, когда углекислый газ дается растению не в молекулярном виде, а в виде ионов, которые образуются в растворах карбонатов.

Мы не можем здесь входить в более подробное обсуждение методики исследования фотосинтеза и тем более давать описание применяемых при разных методах приборов. В общем нельзя не сознаться, что мы не располагаем универсальным методом, который давал бы нам возможность точно определить ход газового обмена зеленой части в самых разнообразных условиях ее работы. В осо-

бенности недостаток такого метода чувствуется, когда вопрос идет о работе зеленого листа, не отделенного от растения, и в природных условиях роста. Все газометрические приемы требуют довольно сложной лабораторной обстановки, и потому понятно, что применение их ограничивается лабораторными помещениями. Так как у каждого метода наряду с известными достоинствами всегда имеются и более или менее существенные недостатки, то понятно, что в практике исследования приходится выбирать такой, который отвечал бы поставленному частному вопросу.

При работах количественного характера, когда требуется сравнить энергию фотосинтеза у разных листьев одного и того же растения, а тем более листьев, принадлежащих к разным видам растений, весьма важно установить ту единицу, к которой можно отнести результаты газового обмена. Так как анатомическое строение зеленого листа довольно сложно и в фотосинтезе принимают прямое участие далеко не все части листа, то понятно, что установление единицы представляет большие трудности.

В случае, если мы имеем дело с обыкновенным плоским листом, в качестве единицы можно, как это предложил Сакс, брать единицу площади листа. Эта единица вполне применима лишь в том ограниченном числе случаев, когда сравниваемые листья имеют одну и ту же толщину и одинаковое анатомическое строение. Так как, однако, даже у одного и того же растения световые и теневые листья могут сильно отличаться по толщине зеленой ткани, то понятно, что единица площади темного листа фактически будет представлять меньшую рабочую единицу по сравнению с листом световым, более толстым. В этом случае лучше пользоваться сухим весом листа, предполагая, что вес рабочей части уменьшается и увеличивается пропорционально общему сухому весу листа. Ввиду того, однако, что на практике определение сухого веса при большом числе опытов сопряжено с большой тратой времени, можно пользоваться объемом или свежим весом листа. Сделанные нами в этом направлении специальные исследования показали, что при разной толщине листьев выгоднее пользоваться объемом или свежим весом, чем площадью листа. Нельзя не заметить, однако, что применение свежего веса возможно только в тех случаях, когда сравниваются листья одной и той же стадии развития, и для тех растений, у которых содержание воды в листьях не подвергается большим колебаниям в зависимости от состояния погоды и времени суток.

В тех случаях, когда фотосинтезирующий орган имеет форму, удаляющуюся от формы плоского листа, приходится пользоваться свежим весом или объемом, при условии, что работающая часть изменяется пропорционально изменениям в весе и объеме всего органа.

Вообще говоря, пока мы не располагаем точным методом, который давал бы нам возможность точно определить массу работающей части органа. Поэтому на практике при очень точных работах необходимо предварительно произвести специальное исследование

объектов, которые берутся для опытов, чтобы определенно остановиться на единице, дающей наименьшую ошибку. Нельзя не заметить, что предосторожность эта упускалась и продолжает упускаться из виду большинством исследователей.

Несмотря на все недостатки, методика исследования газового обмена фотосинтеза все же является наиболее совершенной по сравнению с методикой, применяемой для изучения других физиологических функций. Объясняется это главным образом тем, что в разработке ее принимали участие не только биологи, но также и присяжные физики и химики, для которых физико-химическая сторона фотосинтеза представляла громадный интерес с чисто физико-химической точки зрения.

ГЛАВА III.

Пластида, как специальный аппарат для фотосинтеза, ее строение, физические и химические свойства. Пигментная система пластид.

Изучение газового обмена фотосинтеза тотчас же дало возможность выяснить все наиболее существенные внешние стороны этого процесса. Так как еще Ингенгузом было установлено, что к фотосинтезу способны только зеленые растения и только зеленые части их, естественно было связать с этой способностью присутствие зеленого пигмента. Чисто теоретическое соображение о возможности такой связи было высказано Дютроше еще в 1837 г. Для уяснения физико-химической стороны процесса, однако, важно было получить точное указание, в каких частях зеленой клетки происходит химическая переработка углекислого газа. Такое указание действительно было получено, но значительно позднее, именно со времени введения в практику бактериальной методы Энгельманна (1881). Если взять сравнительно крупноклетную нитчатую водоросль *Spirogyra*, то, производя опыт по способу Энгельманна, нетрудно убедиться, что бактерии собираются к тем местам оболочки водоросли, к которым изнутри прилегает зеленая хлорофилловая лента. Регулируя освещение разных частей клетки, можно также легко констатировать, что бактерии приходят в движение только тогда, когда пучок света падает на хлорофилловую ленту водоросли.

Таким путем было доказано, что выделение кислорода происходит из зеленых пластид, называемых хлоропластами. Хлоропласт является тем специальным органом клетки, который выполняет функцию фотосинтеза.

Уже первым анатомам, исследовавшим ткани живых растений, не могло не броситься в глаза, что столь распространенная зеленая окраска растений принадлежит пигменту, который концентрируется в особых тельцах, названных пузырьками хлорофилла. Дальнейшие анатомические исследования привели к выводу, что у высших растений, помимо ядра, в протоплазме клетки находятся хорошо отличимые тельца, которые получили общее название пластид. Анатомы отличали три типа пластид: хлоропласты, хромо-

пласты и лейкопласты. Хлоропласты и хромопласты назывались также хроматофорами (носители окраски), так как в них скоплялись пигменты зеленого (в хлоропластах), желтого и оранжевого (в хромопластах) цвета. Вначале думали, что каждый тип пластид представляет самостоятельную морфологическую единицу. Систематические исследования Шимпера показали, однако, что на самом деле мы имеем один морфологический тип, один клеточный органит, — пластиду, которая в зависимости от внутренних физиологических условий может принять форму хроматофора той или иной окраски или же, напротив, форму бесцветного лейкопласта. По наблюдениям Шимпера пластида представляет собой самостоятельную биологическую единицу и, подобно ядру, размножается путем деления.

У высших растений Шимпер наблюдал пластиды в протоплазме яйцеклетки и на основании этого наблюдения сделал вывод, что пластиды, как и ядра, передаются по наследству в готовом виде; размножаясь при развитии растения, пластиды яйцеклетки дают всю пластидную систему данного индивидуума.

В зеленых частях пластиды принимают форму хлоропластов, в бесцветных тканях корней и стеблей — форму лейкопластов, в окрашенных лепестках цветов и стенках околоплодников — форму хромопластов. Наблюдая развитие растения шаг за шагом, можно проследить также и превращение одних форм пластид в другие: лейкопластов — в хлоропласты, хлоропластов — в хромопласты или лейкопласты. Таким образом, указанные выше морфологические типы пластид представляют по существу результат специальной дифференцировки пластидной системы растения, совершающейся параллельно и в связи с общей морфологической дифференцировкой индивидуума. Так как факт размножения пластид путем деления хорошо иллюстрировался на хлоропластах, то представление Шимпера сделалось общепринятым в науке. Но в недавнее время, именно с момента открытия еще более мелких клеточных органитов, названных хондриозомами, вопрос о самостоятельности пластид подвергся переисследованию. Необычайная мелкость пластид в клетках эмбриональной ткани у высших растений побудила некоторых авторов высказать мысль, что пластиды, подобно хондриозомам, возникают из протоплазмы. Другие исследователи склонялись к мысли, что хондриозомы и пластиды составляют одну общую группу клеточных органитов, обладающих биологической самостоятельностью; при развитии растения одни из этих органитов увеличиваются в размерах и превращаются в пластиды, тогда как другие остаются мелкими и сохраняют свойства хондриозом.

Затем появились исследования, которые на подходящих объектах дали бесспорное доказательство биологической самостоятельности пластид. Для окончательного решения вопроса остается только произвести более обширные специальные исследования яйцеклеток, чтобы установить, в какой форме пластиды передаются новому поколению у высших растений. Нельзя не заметить, что

в пользу представления Шимпера говорят также опыты по наследственности некоторых определенных форм пестролистности; опыты эти показали, что некоторые формы пестролистности передаются по наследству только через мать, т.е. через яйцеклетку. Такая передача во всяком случае вполне согласуется с представлением, что пластиды переходят от поколения к поколению, как самостоятельные биологические единицы, со всеми присущими им свойствами.

Дальнейшие анатомические исследования показали, что далеко не все растения обладают пластидами; обширные группы так называемых незеленых растений, именно бактерии, миксомицеты и грибы, вовсе не имеют пластид. Но это как раз те группы растений, которые неспособны к фотосинтезу. Таким образом наличие пластидной системы и способность к фотосинтезу идут рука об руку; в полном согласии с представлением, что пластида есть специальный орган для фотосинтетической функции.

Опыт показал, однако, что способность к фотосинтезу присуща далеко не всем пластидам, а только тем, которые содержат зеленый пигмент; лейкопласты и хромопласты совершенно лишены этой способности. Правда, по цвету не всегда можно решить, содержит ли пластида зеленый пигмент или нет. Во-первых, есть целые группы водорослей, у которых пластиды вообще не зеленого цвета; таковы бурые водоросли, багрянки и синезеленые. Ближайшее исследование показало, однако, что у всех этих растений зеленый пигмент содержится, но присутствие его маскируется другими пигментами.

Точно так же у высших зеленых растений встречаются такие формы пластид, у которых присутствие зеленого пигмента маскируется избытком желтых и оранжевых пигментов. Таковы, например, желтые пластиды этиолированных, т.е. выросших в отсутствии света растений, желтые пластиды некоторых пестролистных форм, а также хромопласты, сформировавшиеся из хлоропластов, но еще не вполне утратившие зеленый пигмент.

Исследования, произведенные с органами или частями растений, содержащими подобные пластиды, посредством бактериального метода Энгельманна или газометрическим способом, приводили к неправильному выводу, что фотосинтез может осуществляться также пластидами, не содержащими зеленого пигмента. В действительности до настоящего времени неизвестно ни одного вполне достоверного случая, когда фотосинтез мог бы быть осуществлен пластидами, совершенно лишенными зеленого пигмента.

Таким образом, морфологическим органом, специально приспособленным для фотосинтеза, является пластида либо в форме типичного зеленого хлоропласта, либо окрашенная иначе, но всегда содержащая зеленый пигмент.

Хлоропласт в типичной форме при микроскопическом исследовании представляется телом, погруженным в протоплазму клетки и окрашенным в яркий зеленый цвет. У низших зеленых водорослей форма хлоропластов очень разнообразна; но, начиная с мхов и

кончая высшими цветковыми растениями, форма хлоропласта становится постоянной и в высшей степени однообразной: приняв форму диска, хлоропласт как бы становится универсальным аппаратом для фотосинтетической функции. Подобное же упрощение формы содержащей зеленый пигмент пластиды наблюдается у бурых водорослей.

Тело хлоропласта состоит из белковой строма, пропитанной зеленым пигментом, при чем уже при достаточно сильном увеличении под микроскопом видно, что пигмент концентрируется как бы отдельными каплями. Некоторые гистологи поэтому полагают, что строма имеет строение губки, в полостях которой (гранах) находится пигмент в жидком виде. Согласно современным представлениям некоторых ученых, строма пластиды состоит из гидроколлоидов белковых веществ, а пигмент представлен в форме эмульсоида, в котором роль растворителя играет лецитиноподобное вещество из группы так называемых липоидов.

Нельзя не заметить, впрочем, что физическое строение пластиды и состояние пигмента в ней далеко еще не выяснены с надлежащей полнотой, а между тем это обстоятельство, как увидим ниже, имеет большое значение для понимания физико-химических реакций, разыгрывающихся при фотосинтезе.

До самого последнего времени остается нерешенным также весьма важный с гистологической точки зрения вопрос; представляет ли пластида совершенно самостоятельное, включенное в протоплазму тело с своей особой оболочкой, или, напротив, она является только частью общей протоплазмы, принявшей специфическое строение. По наблюдениям Сенна, хлоропласт снаружи окружен безцветной оболочкой, так называемым перистромием, который принадлежит самой пластиде и обладает способностью выпускать псевдоподии.

Школа Артура Мейера, наоборот, отрицает принадлежность перистромия самому хлоропласту; по мнению Мейера, перистромий без всякой заметной границы переходит в протоплазму и является ее частью, окружающей в виде слоя окрашенное тело пластиды. Перистромий принадлежит той части клеточной плазмы, которую Мейер называет метаболической и которая, приходя сама в движение, приводит в движение пластиды.

Представление Мейера очевидно основано на мысли о дифференцировке пластид из протоплазмы, при чем пластида рисуется как некоторый пассивный участок протоплазмы, который в конце концов и отделяется от нее. Поэтому присутствие перистромия не обязательно для пластиды, и некоторые исследователи, например Шмитц, не видели бесцветной оболочки пластид. Сенна, напротив, считает пластиду как бы микроскопически-малым организмом, ведущим самостоятельную жизнь внутри клетки, и потому полагает, что образование перистромия является естественным последствием этой самостоятельности.

Здесь мы снова встречаемся с тем коренным противоречием во взглядах на пластиду, о котором речь была выше.

Помимо способности к размножению путем деления, хлоропласты обнаруживают также весьма характерные передвижения внутри клетки. Ученые, отрицающие биологическую самостоятельность пластиды, считают эти передвижения пассивными; по их мнению, движется протоплазма, увлекая своими потоками также и пластиды. Такое пассивное передвижение хлоропластов действительно нередко наблюдается и особенно хорошо иллюстрируется теми случаями, когда, как например у *Elodea*, протоплазма приходит в движение под влиянием поранений.

Но, наряду с этим пассивным движением, хлоропласты обнаруживают также весьма характерные ориентировочные передвижения. Так, например, под влиянием яркого света пла-

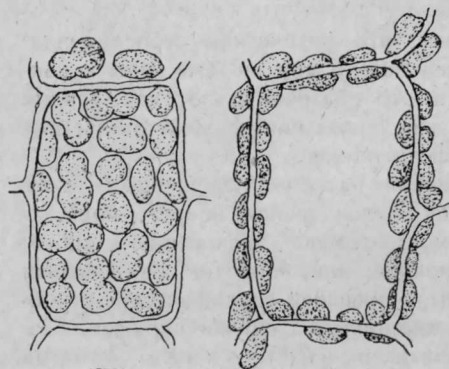


Рис. 4. Перемещение пластид в клетках *Funaria hygrometrica*: а — при оптимальном освещении; в — при освещении прямыми лучами солнца. (По Сенну).

стиды поворачиваются узкой стороной диска к падающим лучам и переползают на боковые стенки клеток, расположенные параллельно направлению лучей света. Наблюдая эту картину движения, исследователь естественно приходит к мысли, что в данном случае пластиды движутся активно, отыскивая защитное положение (рис. 4). Сенн, подробно исследовавший движения пластид, утверждает, что каждый хлоропласт совершает передвижения отдельно от других, по своему собственному пути. По его мнению, в основе движения лежит хемотаксическое раздражение, вызываемое различными веществами, образующимися в разных частях клетки под влиянием различных внешних агентов.

Так как ориентировочные движения хлоропластов состоят не только в перемещениях их тела, как это бывает при увлечении их

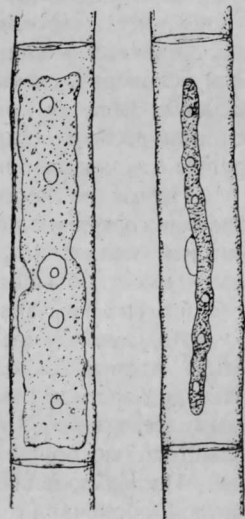


Рис. 5. Поворачивание пластинчатого хроматофора *Mesocarpus*: а — при оптимальном освещении; в — при освещении прямыми лучами солнца. (По Сенну).

токами протоплазмы, но также и в ориентировке самого тела, то более вероятной представляется мысль об активном передвижении. Особенно наглядно эта ориентировка тела пластиды обнаруживается у пластид водоросли *Mesocarpus*, имеющих вид крупной пластинки. Пластинка эта весьма точно ориентируется параллельно падающим лучам света, когда он достаточно силен (рис. 5).

После того как первые работы Фаминцына (1867) и Бородина (1868—1869) дали неоспоримое доказательство, что пластиды определенным образом ориентируются в клетке в зависимости от внешних условий и особенно от света, естественно было искать связь между движениями хлоропластов и фотосинтезом.

Опыты тотчас же показали, что перемещения хлоропластов вызываются не только изменениями в яркости света, но также изменениями температуры, сотрясением и другими воздействиями. Если переползание пластид на боковые стенки клеток в листе при освещении его ярким светом легко объяснить как защитное движение или как движение для отыскания оптимально освещенных участков клетки, то совершенно непонятным представлялся такой же переход на боковые стенки при повышении температуры или при помещении растения в темноту.

Более подробные исследования Сенна выяснили, что хлоропластам по существу свойственна хемотаксическая чувствительность. Опыт показал, что при одностороннем поступлении различных веществ в клетку, пластиды обнаруживают то положительный, то отрицательный хемотаксис.

По данным Сенна, хлоропласты мха *Funaria* притягиваются следующими веществами:

CO ₂ при концентрации не выше 20 ⁰ / ₀				
H ₂ SO ₄	"	"	"	0,005 ⁰ / ₀
Na ₂ SO ₄	"	"	"	0,266 ⁰ / ₀
MgSO ₄	"	"	"	0,45 ⁰ / ₀
HNO ₃	"	"	"	0,025 ⁰ / ₀
Левкулёза	"	"	"	0,4 ⁰ / ₀
Декстроза	"	"	"	0,5 ⁰ / ₀
Аспарагин	"	"	"	0,1 ⁰ / ₀

Отталкивание вызывается:

KNO ₃	0,25 ⁰ / ₀
NaNO ₃	0,25 ⁰ / ₀
H ₃ PO ₄	0,05 ⁰ / ₀
Тростниковый сахар	0,8 ⁰ / ₀

Уже беглого взгляда на приведенный список веществ достаточно, чтобы прийти к заключению, что в данном случае перед нами типичная хемотаксическая чувствительность, отыскивающаяся на самые разнообразные химические соединения. Так как опыты с хемотаксисом у низших растений показали, что притяжение и отталкивание вызываются самыми разнообразными веществами, как встречающимися, так и не встречающимися в природных местообитаниях

растения, полезными, или вредными, или ядовитыми, то отталкивание пластид *Funaria* от селитры, фосфорной кислоты или тростникового сахара не представляет ничего исключительного. По существу мы не знаем, какими веществами вызываются движения пластид внутри клеток нормального растения, когда оно подвергается освещению, затемнению или колебаниям температуры. Но если принять во внимание, что разнообразные внешние воздействия могут в клетке вызывать неравномерное распределение хемотаксически действующих веществ по одному и тому же направлению, то и однообразие движения пластид не представляет чего-то исключительного. К сожалению, движение пластид очень мало еще изучено именно с точки зрения хемотаксиса, и потому вполне определенных выводов сделать нельзя. Между тем, вопрос этот крайне интересен и для выяснения некоторых сторон фотосинтеза.

Для нас важно во всяком случае отметить, что углекислый газ притягивает пластиды. По данным Линсбауэра и Абрамовича (1909), в отсутствии углекислого газа хлоропласты не реагируют на яркий свет передвижением на боковые стенки.

Таким образом, возможно, что в природных условиях в хемотаксических движениях пластид главную роль играет распределение углекислого газа в клетке. Весьма характерно во всяком случае, что сложные ориентировочные движения свойственны только пластидам, содержащим зеленый пигмент и, следовательно, способным к фотосинтезу.

Типичные хромопласты и лейкопласты не реагируют на освещение; те и другие, однако, нередко группируются вокруг ядра, что, по мнению Сенна, обуславливается также хемотаксисом под влиянием каких-то неизвестных веществ, выделяемых ядром клетки.

Особенно ясно выступает потеря способности к сложным движениям под влиянием света у хлоропластов вместе с потерей зеленого пигмента в осенних листьях при их пожелтении.

Во всяком случае из имеющихся данных можно сделать общий вывод, что способность пластид к ориентировке под влиянием света, повидимому, находится в тесной связи с их способностью к фотосинтезу.

Что касается зеленого пигмента, названного еще в 1818 г. Пельтье и Каванту *хлорофиллом*, то он был предметом очень многочисленных исследований как химиков, так и ботаников. Лишь в сравнительно недавнее время, благодаря обширным исследованиям Ненцкого, Мархлевского и Вильштеттера вместе с их многочисленными сотрудниками, химическая природа хлорофилла в значительной степени выяснилась.

Трудность задачи химического исследования хлорофилла заключается в том, что он чрезвычайно легко подвергается изменению под влиянием кислот, щелочей и окислителей, вследствие чего уже при самом извлечении из ткани может произойти весьма существенное изменение, которое легко проследить. Извлечение пигмента хлоропластов из зеленой ткани обычно производилось эти-

ловым спиртом, — способ, который был известен еще Сенебье. При этом получается изумрудно-зеленая вытяжка с ярко-выраженной красной флюоресценцией. Растворение хлорофилла в спирту начинается, когда его крепость достигает 50%; при более слабых концентрациях спирта растворения не происходит. Сравнительно легко извлекается пигмент также метиловым спиртом и ацетоном, более медленно — серным эфиром.

Если к раствору хлорофилла в этиловом спирте прибавить петролейного эфира или бензина и такое количество воды, чтобы полученная жидкость разделилась на два слоя, то, после встряхивания, весь или почти весь зеленый пигмент переходит в верхний слой бензина или петролейного эфира, а нижний слой оказывается окрашенным в желтый цвет.

Этот опыт, известный под названием реакции Крауса и приобретший право гражданства в школьных демонстрациях, обыкновенно служит доказательством, что пигмент зеленых пластид состоит из смеси двух разно-окрашенных компонентов, зеленого и желтого.

Реакцией Крауса нередко пользовались и для научных исследований, когда хотели разделить зеленые и желтые пигменты друг от друга.

Желтый пигмент, остающийся в спиртовом слое после реакции Крауса, был назван ксантофиллом.

Дальнейшие исследования показали, однако, что и верхний бензиновый слой, получаемый при реакции Крауса, включает смесь пигментов зеленого и желтого. Этот второй, нерастворимый в спирту, желтый пигмент оказался каротином, тождественным с пигментом корней моркови. Первые обстоятельные химические исследования каротина были произведены французским химиком Арно, который установил, что каротин есть углеводород, хорошо кристаллизующийся в форме оранжевых табличек, легко растворимый в бензине, петролейном эфире, серном эфире, хлороформе, но не растворимый в этиловом спирте.

Арно исследовал зеленые листья самых разнообразных растений и во всех случаях не только обнаружил присутствие каротина, но даже определил его количество.

Наличие каротина в зеленых пластидах можно легко обнаружить, если растереть в ступке тонко изрезанные листья в петролейном эфире. В петролейный эфир при этом, как мы убедились на многочисленных опытах, переходит только каротин, и раствор имеет чисто-желтый цвет.

Оставшуюся после полного извлечения каротина зеленую массу можно затем обработать этиловым спиртом и воспроизвести реакцию Крауса для отделения ксантофилла.

Отделение зеленых и желтых пигментов можно произвести также по способу Фреми-Тимирязева, именно обработкой спиртовой вытяжки пигментов едким баритом. Если прибавить к спиртовой вытяжке избыток насыщенного едкого барита, то приблизительно через 12 — 20 часов стояния все пигменты выпадают

в осадок, который затем фильтруется и, после легкого подсушивания на фильтровальной бумаге, обрабатывается абсолютным этиловым спиртом. Барит образует с хлорофиллом нерастворимое в спирту соединение, вследствие чего при обработке осадка спиртом последний извлекает только желтые пигменты. Если затем прибавить к спиртовому раствору этих пигментов петролейного эфира или бензина и воды, как это практикуется при реакции Крауса, то легко отделить каротин от ксантофилла при помощи делительной воронки. Выпаривая в темноте при обыкновенной комнатной температуре бензиновую и спиртовую фракции, можно получить оба пигмента в микрокристаллической форме.

Вильштеттер отделяет желтые пигменты действием едкого калия, который переводит зеленые пигменты в солеобразные, растворимые в воде соединения; желтые пигменты при этом извлекаются серным эфиром, растворяющим ксантофилл и каротин.

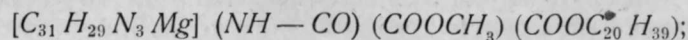
Метод дифференциального растворения в системе двух несмешивающихся растворителей был введен Стоксом и Сорби.

Пользуясь системой, состоящей из спирта, сероуглерода и воды, Стокс и Сорби нашли, что и зеленый компонент хлорофилла не однороден, а состоит из двух пигментов, хотя и зеленого, но разных оттенков цвета. Открытие это, подтвержденное спектроскопическими исследованиями, однако, осталось незамеченным. Только в 1900 г., пользуясь адсорпционным методом, Цвет с достаточной наглядностью доказал, что зеленый компонент состоит из двух пигментов, названных хлорофиллинами. Один из них сине-зеленого, а другой желтовато-зеленого цвета.

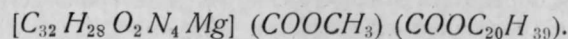
Таким образом к тому времени, когда Вильштеттер приступил к систематическому химическому исследованию пигментов хлоропластов, уже было с достаточной определенностью выяснено, что пигментная система их очень сложна и что в состав ее входят по крайней мере четыре пигмента: два зеленых и два желтых.

Исследуя эти четыре пигмента, Вильштеттер пришел к заключению, что оба зеленых представляют собой эфиры-подобные магнийорганические соединения, которым можно придать следующие формулы:

1) сине-зеленый хлорофилл *a*



2) желто-зеленый хлорофилл *b*



Оба пигмента в чистом виде микрокристаллически.

Как видно из формул, у обоих пигментов имеется по две кислотных группы, из которых карбоксил одной связан с метильной группой, а карбоксил второй — с остатком особого спирта, на-

званного фитолом ($C_{20}H_{40}O$). Этот спирт при обмыливании пигментов получается в количестве 33%.

Магний, по мнению Вильштеттера, связан с атомами азота; он легко отщепляется при действии кислот.

Систематическое исследование кислотных и щелочных производных обоих хлорофиллов дало возможность Вильштеттеру в значительной степени выяснить некоторые основные стороны структуры молекулы у обоих пигментов и получить ряд хорошо кристаллизующихся дериватов. При этом оказалось, что кислотные дериваты обнаруживают сходство с дериватами гемина крови. Так, например, филлопорфирин оказался чрезвычайно близким к гематопорфиру; из обоих получается один и тот же гемопиррол. Работами Вильштеттера были, таким образом, подтверждены выводы Ненцкого и Залесского, Шёнка и Мархлевского, что растительный хлорофилл и животный гемоглобин химически имеют сходную структуру.

Во всяком случае открытие Вильштеттером в частице хлорофилла магния было, если не вполне новым, то во всяком случае крайне важным фактом, так как раньше предполагалось, что хлорофилл содержит железо.

Исследование довольно большого числа растений из самых различных систематических групп показало, что зеленые пластиды у всех растений заключают те же пигменты, хлорофиллы *a* и *b*, при чем даже количественное соотношение их остается в значительной степени постоянным, именно на три молекулы хлорофилла *a* приходится одна молекула хлорофилла *b*.

Только у бурых водорослей зеленый пигмент состоит почти исключительно из одного хлорофилла *a* с очень небольшой примесью хлорофилла *b*.

Вильштеттер выяснил также, что открытый Бородиным в 1881 г. и более подробно исследованный Монтеверде кристаллический хлорофилл представляет продукт замещения фитола этильной группой. Подобный же кристаллический продукт получается замещением фитола метильной группой. Эти кристаллические дериваты были названы этил- и метил-хлорофиллидами, при чем оказалось, что образование их совершается при непосредственном участии особого энзима — хлорофиллазы, встречающейся лишь у некоторых, очень немногих видов растений.

Что касается желтых пигментов, то каротину Вильштеттер дает формулу $C_{40}H_{56}$, несколько измененную по сравнению с формулой Арно, а ксантофиллу — формулу $C_{40}H_{56}O_2$; таким образом, ксантофилл является как бы окислом каротина. Оба пигмента интенсивно поглощают кислород.

Наконец, у бурых водорослей обнаружен особый оранжевый пигмент фукоксантин, для которого Вильштеттер предлагает формулу $C_{40}H_{56}O_6$.

Этими данными в сущности и ограничиваются результаты чисто - химического исследования пигментной системы зеленых пластид и пластид бурых водорослей.

Количественно в нормальных пластидах преобладают зеленые пигменты; в среднем, по данным Вильштеттера, отношение количества зеленых пигментов к желтым равно 3:1, а количество каротина к таковому ксантофилла равно 0,6:1.

Благодаря работам Вильштеттера и его сотрудников, химия хлорофилла сделала огромный шаг вперед; тем не менее остается еще целый ряд вопросов, касающихся конституции пигментов, которые требуют дальнейшего расследования. Кроме того, у нас и до сих пор еще нет точного доказательства, что препараты хлорофиллов *a* и *b* действительно тождественны с зелеными пигментами, находящимися в живых пластидах. Действительно, единственной качественной реакцией на неизменный хлорофилл является временное побурение при действии едкого калия; реакцию эту предложил Молиш, и Вильштеттер называет ее бурой фазой Молиша. Сущность этой реакции, однако, не выяснена, и Вильштеттер, руководствуясь лишь изменением цвета, строит предположение, что она состоит в разрыве имеющегося в частице хлорофилла лактамного кольца и образовании на его месте нового сходного. Никакими объективными данными предположение это, однако, не подтверждается. Мало того, по данным Вильштеттера подобную же бурую фазу при действии щелочей дают также лишенные магния дериваты хлорофилла — феофитины и феофорбиды.

Между тем, нам удалось доказать, что временное побурение зеленых пигментов можно получить без едкого кали. Если растереть свежие листья в ступке с небольшим количеством метилового спирта или ацетона, то масса приобретает бурый цвет, который легко переходит в изумрудно-зеленый при новом прибавлении спирта или ацетона. Если снова прибавить воды, то наступает опять побурение, которое сменяется яркой зеленой окраской при новом прибавлении спирта. Произведенные нами опыты ясно показали, что побурение зеленых пигментов легко получается от одной воды: вытяжка метиловым спиртом или ацетоном буреет при разбавлении водой и снова зеленеет при увеличении количества спирта или ацетона. Таким образом, временное побурение пигмента может быть вызвано без всякого участия щелочи, и если оно представляет определенную перегруппировку атомов, то его следует изучать, тем более, что, например, при действии едкого барита последующее за бурой фазой позеленение наступает очень медленно, и бурое производное, быть может, можно подвергнуть исследованию.

Необходимость точной качественной реакции на неизменный хлорофилл особенно сделалось ощутимой после того, как Вильштеттер доказал, что ни этиловый, ни метиловый спирты не могут считаться нейтральными растворителями. Правда, по данным того же Вильштеттера оба эти спирта вступают в соединение

с хлорофиллом лишь в присутствии хлорофиллазы, которая встречается лишь у немногих растений. Но с физиологической точки зрения такое представление совершенно неприемлемо, так как решительно нет никаких оснований допустить существование специального энзима, обслуживающего реакцию, которая нормальным образом в растении не происходит. Если хлорофиллаза действительно участвует в химическом превращении зеленых пигментов в живой ткани, то нахождение ее должно составлять общее правило, а не исключение.

Сделанные нами в недавнее время опыты показали, что зеленые пигменты могут быть осаждены в кристаллической форме из крепких вытяжек метиловым и этиловым спиртом, если эти вытяжки разбавить водой и оставить стоять в течение суток. Получаемые при этом кристаллы имеют вид друз воскообразной консистенции; в поляризованном свете они светятся изумрудным светом. Величина кристаллов и полнота осаждения зависит от концентрации спирта: при концентрациях выше 80% получается неполное осаждение, при концентрациях ниже 60% вместо кристаллов осаждаются капли в форме коллоидного раствора.

Не входя в более подробное изложение результатов нашей работы, заметим только, что метиловый и этиловый спирт, повидимому, вступают в соединение с неизменными пигментами пластиды и дают ряд различных продуктов в зависимости от присутствия большего или меньшего количества воды. Весьма возможно, что в этих реакциях принимает участие и хлорофиллаза; в пользу этого предположения говорит тот факт, что найденные нами кристаллы из прокипяченных листьев не получаются.

Истинная роль хлорофиллазы пока совершенно неизвестна; но зато с большой вероятностью можно сказать, что в момент растворения хлорофилла в названных выше спиртах, энзим этот принимает участие в химическом изменении пигментов, в результате которого получается, как это обыкновенно и бывает при энзиматических реакциях, серия различных продуктов, а в их числе также кристаллические метил- и этил-хлорофиллиды.

Это представление согласуется и с данными Вильштеттера, который нашел, что лучшим растворителем для зеленых пигментов является ацетон, вытяжки которым дают наибольшие выходы чистого хлорофилла; в спиртовых вытяжках хлорофилл подвергается особому изменению, названному алломеризацией. Но отсутствие точной качественной реакции не дает возможности определенно утверждать, что и ацетоновые вытяжки действительно дают пигменты в совершенно неизменном виде.

В конце концов, единственным критерием, которым можно пользоваться для определения тождественности извлекаемых пигментов с пигментами живых пластид, остаются их оптические свойства, именно спектры поглощения.

Изучение спектра поглощения хлорофилла началось очень давно, но в начале оно было направлено главным образом в сторону

качественной физической характеристики пигмента. Прежние исследователи мало обращали внимания на небольшие отличия в спектрах поглощения, не придавая им никакого существенного значения. Уже давно было замечено также, что спектр поглощения живого листа отличается от спектра спиртовой вытяжки хлорофилла. Так как главное отличие выражается в том, что полосы поглощения спиртовой вытяжки сдвинуты к фиолетовому концу спектра, то этот сдвиг объясняли меньшей плотностью растворителя. Предполагали, что в пластидах хлорофилл растворен в жидкости значительно более плотной, чем спирт. Однако, не удалось найти никакого растворителя, в котором хлорофилл давал бы спектр, тождественный со спектром живого листа.

Затем было высказано предположение, что пигменты пластиды удерживаются в стромах адсорпцией; это представление особенно защищалось Цветом, который пытался обосновать его экспериментально путем искусственного адсорбирования извлеченных из живой ткани пигментов.

Представление это, однако, не нашло распространения, так как адсорпцией все же нельзя объяснить тех различий в спектрах, которые наблюдаются между живым листом и вытяжками хлорофилла.

Наконец, в сравнительно недавнее время сначала Герличка (1912), а затем Ивановский (1913) выступили с гипотезой о коллоидном состоянии хлорофилла в пластидах. Основанием к этой гипотезе послужило наблюдение, что водный коллоидальный раствор хлорофилла обнаруживает спектр поглощения, весьма сходный со спектром живого листа, особенно в красной части. Вильштеттер примкнул к этому воззрению, опираясь на спектроскопические наблюдения коллоидальных растворов, полученных соответствующей обработкой чистых препаратов хлорофилла *a* и *b*, а также на отношение коллоидного хлорофилла к растворителям.

Дело в том, что растворимость хлорофилла живых пластид изменяется по отношению к одному и тому же растворителю в зависимости от состояния ткани листа. Так, например, абсолютный этиловый спирт, ацетон и эфир не извлекают или почти не извлекают хлорофилла из высушенных до обезвоживания листьев. Но если прибавить воды или просто увлажнить порошок, приготовленный из высушенных листьев, то извлечение совершается весьма успешно. Поэтому Вильштеттер и рекомендует для извлечения пигментов из сухих листьев не безводный ацетон, а ацетон, разбавленный водой (воды до 20%). По мнению Вильштеттера, это явление объясняется таким образом: коллоидный хлорофилл не растворяется в указанных выше растворителях; если прибавить воды, то находящиеся в клеточном соке минеральные соли растворяются и осаждают хлорофилл из коллоидного раствора, после чего уже и происходит растворение в ацетоне, спирте или эфире. Доказательством может служить следующий опыт: если к искусственно приготовленному

коллоидному раствору хлорофилла *a* прибавить эфира или бензола, то пигмент не переходит в эти растворители; чтобы наступило растворение, необходимо прибавить какой-нибудь соли, например, хлористого кальция.

Как ни кажется убедительным этот опыт, он все же не разрешает целого ряда противоречий. Во-первых, абсолютный метиловый спирт вполне хорошо извлекает хлорофилл из высушенных листьев, и прибавление воды в данном случае только уменьшает скорость растворения. Кроме того, безводный этиловый спирт, ацетон и эфир отлично извлекают хлорофилл и из высушенных листьев, если они были перед высушиванием предварительно заморожены.

Таким образом, прямое высушивание как бы не нарушает коллоидального состояния хлорофилла, тогда как замораживание, которое в ткани листа также сопровождается обезвоживанием протоплазмы, это состояние нарушает.

Нельзя не заметить, однако, что Вильштеттер в своем сводном сочинении по хлорофиллу сознательно избегает останавливаться на обсуждении состояния хлорофилла в живых пластидах, несмотря на огромную важность выяснения этого вопроса для понимания сложных процессов фотосинтеза.

Как уже замечено выше, искусственно приготовленные коллоидные растворы хлорофилла действительно обнаруживают сходство в спектрах поглощения с живыми листьями.

Сходство это, однако, выражается главным образом в том, что полосы поглощения передвигаются к красному концу спектра; в развитии же отдельных полос все же наблюдается определенное отличие.

Кроме того, новейшие исследования Штерна (1921) показали, что водный коллоидальный раствор хлорофилла совершенно лишен даже следов красной флюоресценции, между тем как пигменты в живых пластидах обнаруживают хотя и слабую, но все же хорошо наблюдаемую флюоресценцию. Исследования Штерна в этом последнем пункте вполне подтвердили показания прежних авторов.

Таким образом, мы можем вполне определенно сказать, что хлорофилл живых пластид не находится в них в виде простого водного коллоидного раствора.

Что в действительности связь между пигментами и белками хлоропласта гораздо сложнее, чем обычно представляют сторонники молекулярного и коллоидального раствора, на это указывают данные спектроскопического изучения живых листьев. Основываясь на результатах, полученных Вильштеттером, можно было бы притти к выводу, что при однообразии качественного и количественного состава пигментной системы хлоропластов, спектры поглощения живых листьев у разных видов растений должны быть одинаковы или почти одинаковы. В действительности, как показало произведенное нами исследование 50 видов растений, спектры поглощения у разных видов отличаются весьма существенно как по положению

полос и их относительному развитию, так и по их числу. Достаточно указать, например, что положение первой полосы может варьировать от λ 700 — 680 до λ 680 — 655 или даже до λ 675 — 655 (рис. 6).

Сделанные нами опыты показали далее, что совершенно тождественный спектр поглощения вытяжки пигментов со спектром поглощения живого листа того же вида растения можно получить лишь при извлечении пигментов водой. Как известно, при действии воды хлоропласты разрушаются, расплываясь на мелкие зернышки.

Это наиболее частый случай; но нередко хлоропласты сохраняются целными, по крайней мере в течение некоторого времени. Нам удалось, однако, найти такие растения, хлоропласты которых разбухают в воде и обнаруживают все признаки растворения. Наиболее типичной в этом отношении оказалась *Aspidistra elatior*, из листьев которой можно водой извлечь весь пигмент путем простого растирания в ступке. Полученную таким путем вытяжку мы фильтруем сначала через полотняный, затем через бумажный, и, наконец, через асбестовый фильтр под давлением. В результате получается типичный коллоидальный белковый раствор травяно-зеленого цвета, который и обнаруживает при спектроскопическом исследовании спектр поглощения, тождественный со спектром живого листа.

Прибавляя осторожно к такому раствору метиловый, этиловый спирты или ацетон, можно осадить белок вместе с пигментом, причем растворение пигмента начинается лишь после того как крепость растворителя достигнет 50%. При кипячении водный коллоидальный раствор изменяет свой цвет, приобретая сине-зеленый оттенок, совершенно так же, как живой лист. Пока пигмент находится в связи с белком, он обнаруживает большую устойчивость как по отношению к свету, так и по отношению к кислотам. Так как действие кислот выражается в побурении пигмента, то мы воспользовались этим изменением окраски, чтобы определить, какое количество кислоты необходимо прибавить к данной порции пигмента для перевода его в бурый хлорофиллан (феофитин по Вильштеттеру). Приведем данные одного опыта, сделанного с водным коллоидальным раствором из *Aspidistra elatior*.

Порции вытяжки по 10 куб. см.

		Абсолютное количество HCl, вызывающее полное побурение.
Порция	I нормальная	0,2031 грамм
"	II кипяченая	0,0459 "
"	III осажденная метиловым спиртом	0,0537 "
"	IV " этиловым	0,0498 "
"	V " ацетоном	0,0498 "
"	VI растворенная в этиловом спирту	0,0191 "
"	VII " ацетоне	0,0191 "

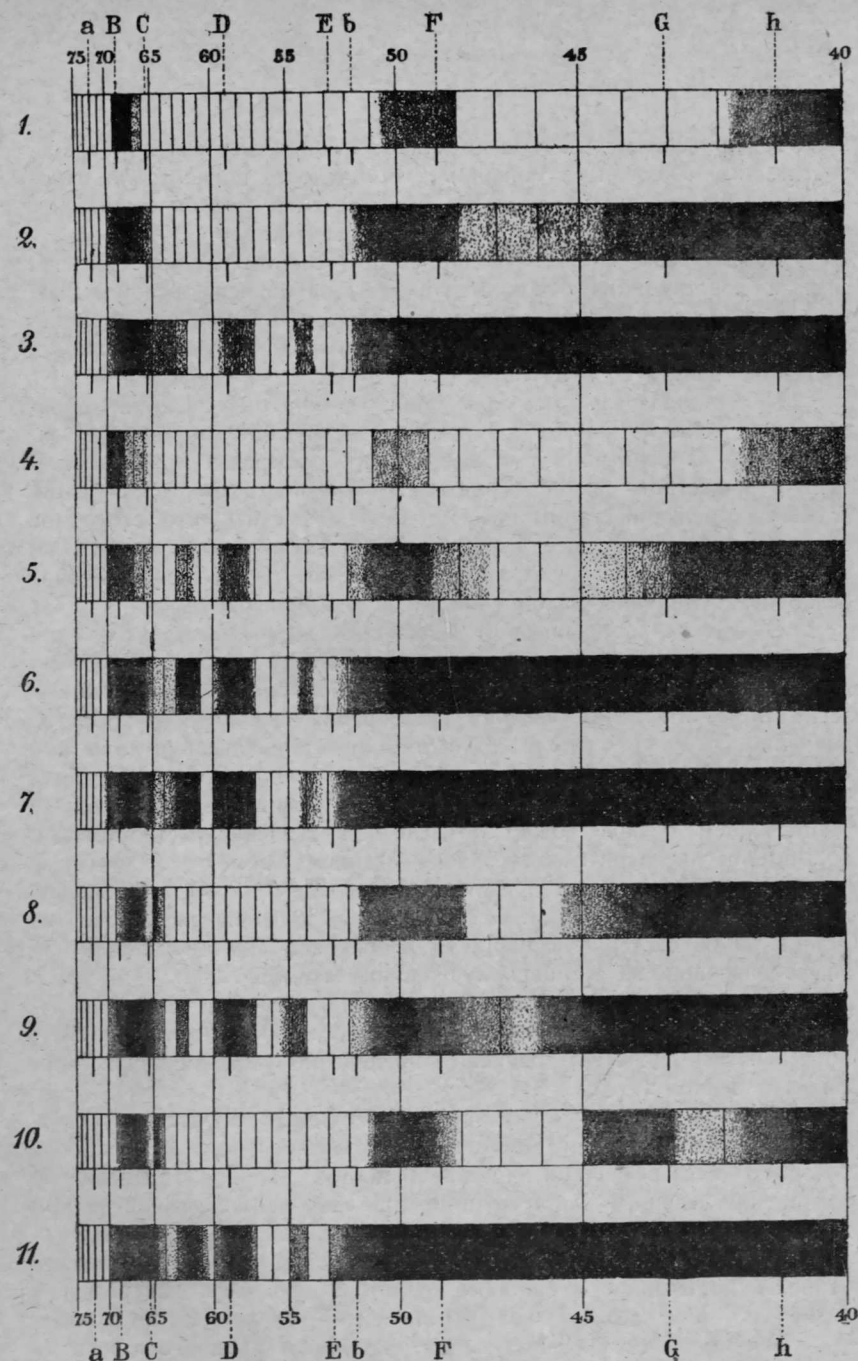


Рис. 6. Спектры поглощения живых листьев: *Ulva* spec. 1) 2 слоя слоевища; 2) 4 слоя; 3) 7 слоев. *Wistaria sinensis*; 4) 1 лист взрослый; 5) 2 листа; 6) 3 листа; 7) 4 листа взрослых, наложенных друг на друга. *Angiopteris evecta*: 8) 1 лист; 9) 2 листа, наложенных друг на друга. *Urtica dioica*: 10) 1 лист; 11) 2 листа взрослых, наложенных друг на друга. (По Любименко).

Из приведенных цифр ясно видно, что при свертывании белков, достигаемом различными приемами, устойчивость пигмента по отношению к соляной кислоте резко понижается и еще более она понижается при переходе его в молекулярный раствор.

Весьма возможно, что в нормальном водном растворе кислота сначала действует на белок и затем уже на пигмент, освобождающийся от связи с белком. Вероятно по этой причине из органических кислот щавелевая, вызывающая осаждение белка, наиболее энергично действует и на пигмент.

Не останавливаясь на дальнейших любопытных фактах, обнаруженных нами в работе с водными вытяжками хлорофилла, заметим, что на основании уже имеющегося материала можно высказать с известной дозой вероятности мысль о химической связи пигмента с белками стромы пластид. Если вспомнить, что и сходное с хлорофиллом красящее вещество крови также связано химически с белками, то мысль, что хлорофилл живых пластид есть цветное белковое соединение, находит опору и с этой стороны.

Отделение хлорофилла от белка происходит, повидимому, при всяких воздействиях, вызывающих свертывание белков. Поэтому допуская, что пигмент находится в рыхлом соединении с белком, легко объяснить и те явления растворения, на которые обратил внимание Вильштеттер. Необходимость прибавления воды при извлечении пигмента из высушенной ткани очевидно обусловливается тем, что таким образом достигается свертывание белков. Тем же свертыванием белков можно объяснить и усиление растворимости, достигаемое предварительным замораживанием. Кроме того, допуская, что натуральный пигмент представляет цветное белковое соединение, легко объяснить вариации в спектрах поглощения живых листьев разных видов растений вариациями в белковом компоненте, так или иначе влияющем на хромофорную группу атомов.

Наконец, и слабая флюоресценция натурального пигмента, наличие которой не подлежит сомнению, также могла бы быть объяснена как свойство, присущее определенному соединению хлорофилла с белком.

Становясь на эту точку зрения, мы можем представить себе, что натуральный пигмент вовсе не представляет смеси четырех или большего числа различной окраски пигментов, но одно определенное соединение зеленого цвета, которое при нарушении связи с белком даст серию цветных тел. Среди этих тел исследованные Вильштеттером зеленые хлорофилл *a* и *b*, повидимому, представляют наиболее постоянную и наиболее однообразную часть натурального пигмента. Что касается желтых пигментов, то количество и качество их изменяется у разных видов растений и у одного и того же растения в зависимости от способа экстрагирования пигментов из ткани листа. Так, уже Цвет определенно указывает, что помимо обыкновенных, каротина и ксантофилла, в зеленых пигментах встречается еще третий желтый пигмент, сходный с ксантофиллом. Наши исследования вполне подтверждают это указание; помимо каротина

и ксантофилла, у многих растений встречается еще пигмент, который мы предлагаем назвать ксантокаротином. Он осаждается в виде желтой аморфной массы, одинаково легко растворимой как в спирте, так и в петролейном эфире; кроме того, он обладает спектром поглощения, отличным от спектров каротина и ксантофилла.

Наконец, у разных растений и каротин представлен разными формами, обнаруживающими различное отношение к растворителям.

Несмотря на широкую распространенность хлорофилла *a* и *b*, все же встречаются зеленые пигменты, близкие к ним, но отличные по своим оптическим и химическим свойствам. Ближе всего к хлорофиллу *a* и *b* стоит зеленый пигмент, заключенный в пластидах оболочек семян некоторых тыквенных (*Cucurbita*, *Luffa* и др.). Пигмент этот можно было бы обозначить хлорофиллом *c*.

Наконец, в плазме зеленых бактерий находится зеленый пигмент, также оптически очень близкий к хлорофиллу; его можно было бы назвать хлорофиллом *d*.

Нельзя не заметить, впрочем, что терминология пластидных пигментов в настоящее время крайне запутана. Цвет, специально обсуждающий этот вопрос, предлагает хлорофиллом называть натуральный пигмент хлоропластов, разумея под этим термином всю совокупность пигментов зеленой пластиды. В таком случае зеленые пигменты следует называть хлорофиллинами, давая им буквенные обозначения. Вильштеттер предпочел более старую терминологию, и его хлорофиллы *a* и *b* соответствуют хлорофиллинам Цвета. Еще более запутана терминология желтых пигментов. Некоторые авторы называют все вообще желтые пигменты каротинами, несмотря на то, что термин каротин после исследований Арно получил совершенно точное значение, точно так же как и термин ксантофилл после исследований Вильштеттера. Кроме того, многие авторы называют каротинами пигменты красного цвета, встречающиеся в хромопластах и относящиеся к группе ликопина, химически исследованного Эшером. Произведенное нами специальное исследование показало, что количество пластидных желтых, оранжевых и красных пигментов очень велико, при чем они группируются вокруг четырех основных: каротина и его изомера ликопина, ксантофилла и его изомера родоксантина. Мы предлагаем поэтому различать, помимо четырех типичных, остальные пигменты по их близости к тому или другому в названиях: каротиноид, ксантофиллоид, ликопиноид, родоксантиноид, обозначая отдельные пигменты буквами.

Ввиду того, что мы еще и теперь не имеем бесспорного доказательства, что натуральный пигмент зеленых пластид представляет собой смесь различно окрашенных пигментов, а в то же время есть намеки на его однородность, то быть может более целесообразно прилагать старый термин хлорофилл к натуральному пигменту пластид. В таком случае термин хлорофиллин следует применять для обозначения выделенных зеленых пигментов.

Таким образом, пигментная система типичного хлоропласта, которую мы будем обозначать хлорофиллом, состоит из двух хлорофиллинов, *a* и *b*, и по крайней мере двух безазотистых пигментов, каротина и ксантофилла.

Что касается бурых, красных и синезеленых водорослей, то их пигментные системы еще сложнее, так как, помимо хлорофиллинов и своих особых желтых пигментов, в них еще имеются пигменты, группирующиеся вокруг синего фикоциана и красного фикоэритрина.

По данным Килина, оба эти пигмента находятся в рыхлой химической связи с белками из группы глобулинов. Существование бурого фикофеина в пластидах бурых водорослей не доказано. Но нельзя не заметить, что пигментные системы водорослей и особенно незеленых водорослей еще слишком мало изучены, чтобы можно было отдать себе ясный отчет в их составе, взаимоотношениях отдельных пигментов друг к другу и отношении их к хлорофиллинам.

ГЛАВА IV.

Условия поступления углекислого газа в зеленые клетки. Коэффициент газового обмена в фотосинтезе. Ближайшие продукты фотосинтеза.

Как видно из предшествующего очерка, современные наши сведения о строении зеленой пластиды, как специфического органа фотосинтеза, далеко несовершенны. Два основных вопроса, именно вопрос о биологической самостоятельности пластиды и вопрос о связи пигментной системы с белковой строимой, в сущности остаются нерешенными. Между тем последний вопрос имеет весьма существенное значение для изучения физико-химической стороны фотосинтеза. Экспериментальное исследование несомненно значительно выиграло бы, если бы удалось изолировать пластиды из клеток и вести опыты непосредственно с ними. Попытки изолировать хлоропласты делались неоднократно, но до сих пор они успеха не имели, быть может оттого, что не было предпринято систематических исследований в этом направлении.

Сделанные нами опыты показали во всяком случае, что задача эта не безнадежна; массовое выделение пластид может быть достигнуто, если подвергнуть живые мелко-нарезанные листья гниванию в воде. При этом оказалось, что хлоропласты обладают необычайной устойчивостью против гнилостных бактерий: после полного разрушения протоплазмы, ядра и оболочек клеток, пластиды остаются без заметного изменения и могут сохраняться месяцами. Весьма возможно, что в конце концов удастся выработать метод, при помощи которого можно будет выделить из клетки живые пластиды для кратковременных опытов над фотосинтезом. Главная задача здесь заключается в том, чтобы найти подходящую среду, в которой выделенные пластиды могли бы сохраняться в неповрежденном состоянии.

В некоторых случаях удается выделить пластиды путем простого механического разрушения клеток. Изолированные таким способом пластиды обнаруживают в течение некоторого времени способность выделять кислород на свету. Пользуясь способом Энгельманна, Кни однако нашел, что выделение кислорода происходит только в том случае, когда хлоропласт отделился вместе с кусочком прото-

плазмы. Кни думает поэтому, что в процессе фотосинтеза принимает участие также протоплазма клетки. Положение это вряд ли можно считать бесспорным, так как весьма возможно, что отделившаяся вместе с хлоропластом протоплазма как раз и играла ту роль среды, которая предохраняла пластиду от действия воды или вообще от повреждения. Во всяком случае вопрос об участии протоплазмы в процессе фотосинтеза требует дальнейшего расследования. Затруднительность изолирования пластид побудила экспериментаторов изучать физико-химическую сторону фотосинтеза на живых клетках и тканях или органах. Обстоятельство это без сомнения вносит большие затруднения в эксперимент, так как по мере усложнения фотосинтезирующего органа возникают вторичные условия, которые необходимо принимать во внимание и которые трудно или даже невозможно точно учесть.

Так как пластиды включены в протоплазму, то углекислый газ, прежде чем достигнуть хлоропласта, должен пройти через оболочку клетки и слой протоплазмы. Благодаря высокой растворимости углекислого газа в воде, поступление его внутрь клетки может происходить путем осмоса, и у водных растений с их некутинизированными оболочками этот процесс ничем, повидимому, не осложняется.

У высших сухопутных растений, благодаря присутствию кожицы с ее нередко очень сильно кутинизированными наружными оболочками, свободное поступление углекислого газа уже подвергается более или менее сильному ограничению. Лист типичного сухопутного растения по существу представляет собой замкнутую камеру, в которой кожа играет роль непроницаемой для газов оболочки. Внутри этой камеры, благодаря сильно развитым межклетникам, создается своя особая атмосфера, сообщающаяся с наружным воздухом через посредство микроскопически-малых устьичных отверстий. Так как отверстия эти могут при известных условиях замыкаться, то понятно, что атмосфера листа может таким путем совершенно изолироваться от наружного воздуха, если кутикула действительно непроницаема для газов.

В действительности у живого растения кутикула сохраняет известную долю проницаемости, и потому мы можем различать кутикулярный и устьичный газовый обмен. Соотношение между размерами того и другого, однако, может сильно изменяться в зависимости от степени развития кутикулы, которое варьирует не только у разных видов растений, но даже и у одного и того же растения в зависимости от условий произрастания.

Если к этому прибавить, что и число устьиц на единицу площади листа может сильно варьировать, что устьичные щели могут раскрываться в большей или меньшей степени, то станет понятно, насколько сложны условия поступления углекислого газа в пластиды сухопутных растений.

Чтобы выяснить, какое влияние на газовый обмен оказывает число и распределение устьиц на листе, Блекмэн предпринял специальное исследование. Он пропускал ток газа через небольшую

стеклянную камеру, которая приклеивалась к листу растения так, что лист служил для нее одной из стенок. Приклеивая вторую подобную же камеру с другой стороны листа, можно одновременно исследовать обе стороны листа, верхнюю и нижнюю. Если пропускать через камеру воздух, то затем, проводя ток его через трубки с раствором барита, можно путем титрования последнего определить количество выделенного данной стороной листа углекислого газа вследствие дыхания. Если же пропускать ток воздуха, предварительно обогащенного углекислым газом, то опять титрованием барита можно определить, какое количество этого газа поглощено листом.

Приведем для иллюстрации результаты некоторых опытов Блекмэна над фотосинтезом.

Освещение морфологически верхней стороны листа.

Название растений.	Отношение между числом устьиц.	Отношение между количеством поглощенного CO_2 .
	Верхняя стор. нижняя	Верхняя стор. нижняя
<i>Colchicum speciosum</i>	100 119	100 72
<i>Senecio macrophyllus</i>	100 126	100 92
<i>Rumex alpinus</i>	100 269	100 144
<i>Nuphar advena</i>	100 0	100 0
<i>Catalpa bignonioides</i>	0 100	0 100

Эти цифры показывают, что в том случае, когда устьища сосредоточиваются на одной стороне листа, поглощение углекислого газа совершается той стороной, где находятся устьища. Если устьища имеются на обеих сторонах листа, при чем число устьиц одной стороны значительно превосходит число их на противоположной стороне, то опять-таки поступление углекислого газа совершается энергичнее с той стороны, которая богаче устьищами (см. *Rumex alpinus*).

Таким образом, не подлежит сомнению, что устьища играют главную роль в газовом обмене фотосинтеза. Вместе с тем обнаруживается известное различие между морфологически верхней и нижней сторонами листа. Нижняя сторона вообще поглощает углекислый газ слабее и потому, когда число устьиц на нижней стороне лишь немногим превосходит их число на верхней, то более сильное поглощение приходится на верхнюю сторону (см. *Colchicum* и *Senecio* в таблице). Результаты опытов Блекмэна были затем подтверждены Броуном и Эскомбом (1905).

Важное значение устьиц в процессе газового обмена можно доказать также путем искусственной закупорки их, которая легко

достигается смазыванием вазелином. Шталь (1894), пользовавшийся этим приемом, доказал, что фотосинтез сильно ослабляется, если устьица листа будут закупорены.

К каким ложным выводам можно прийти, если не принимать в расчет состояния устьичного аппарата во время опыта с листьями сухопутных растений, показывают данные Блекмена о сравнительной энергии фотосинтеза при разном содержании углекислого газа. Взяв для опыта листья *Nerium Oleander*, у которого устьица находятся только на нижней стороне листа, Блекмен сравнивал количество поглощенного углекислого газа нормальным листом и листом, у которого нижняя поверхность была покрыта вазелином. Варьируя содержание углекислого газа в атмосфере, окружающей листья, он получил следующие данные:

Содержание CO ₂ в атмосфере, окру- жавшей лист, в %/о.	Относительное количе- ство поглощенного CO ₂ .	
	Нормальный лист.	Лист с заклеенными устьицами.
6	1	0,14
6,3	1	0,20
7,5	1	0,21
14	1	0,37
55	1	1,3
50	1	1,5
97	1	1,8

Из этих цифр видно, что лист с закупоренными устьицами при относительно малом количестве углекислого газа в атмосфере поглощает его значительно слабее, чем нормальный лист; когда же содержание углекислого газа в атмосфере достигает 50% и более, то получается обратное соотношение. Такой результат, если бы он был получен с листьями, у которых устьица во время опыта были в закрытом состоянии, дал бы повод к ложному заключению, что энергия фотосинтеза повышается вместе с увеличением содержания углекислого газа почти до 100%. Между тем, как увидим ниже, в действительности этого нет; начиная от некоторой величины, увеличение содержания углекислого газа в атмосфере, напротив, понижает энергию фотосинтеза в том случае, когда устьица листа открыты и когда газ может свободно диффундировать внутрь ткани листа. Если же устьица закрыты искусственно или естественно, то поступление углекислого газа внутрь ткани листа сильно замедляется, вследствие чего парциальное давление его внутри листа будет значительно слабее, чем снаружи, и зеленая ткань будет работать поэтому гораздо энергичнее, чем она может работать при полном доступе наружного газа через устьичные отверстия.

Мы видим, таким образом, что при частичном, и тем более при полном замыкании устьиц, в ткани листа создается своя атмосфера, в которой парциальное давление углекислого газа может более или менее сильно разниться от давления его в атмосфере наружной.

Отсюда естественно вытекает весьма важный в методическом отношении вывод, именно: при опытах с листьями сухопутных высших растений необходимо принимать в расчет состояние устьичного аппарата в тех условиях, в которых ведется опыт. Эта предосторожность на практике обыкновенно упускается из виду; но, в оправдание экспериментаторов, нельзя не заметить, что при обычных газометрических опытах можно считаться лишь с полным замыканием устьичных щелей; что же касается большего или меньшего сужения их, которое может влиять на быстроту газового обмена, то учет его крайне затруднителен, а во многих случаях и невозможен. В практическом отношении важно во всяком случае отметить, что наименьшее влияние перемены в состоянии устьичного аппарата могут оказывать при кратковременных опытах, длящихся не более 10—15 минут.

Если опыты ведутся с листьями, не отделенными от растения, то может возникнуть вопрос, не будет ли доставляться известное количество углекислого газа в растворенном виде через корни. Теоретически такая доставка вполне мыслима; специальные опыты Молля (1877) показали, что практически этот путь снабжения листьев углекислым газом не имеет сколько-нибудь существенного значения.

Так как данные Молля не носят строго - количественного характера, то вопрос о том, в каком количестве углекислый газ может доставляться через корни и доставляется ли он действительно, в сущности остается невыясненным.

Не подлежит сомнению во всяком случае, что газовый обмен фотосинтеза у сухопутных растений совершается через листья, и изучение их, как органов газового обмена, вполне подтверждает эту мысль.

Специальные исследования в этом направлении были произведены Броуном и Эскомбом. Эти ученые обратили прежде всего внимание на несоответствие между общей поверхностью устьичных отверстий и энергией поглощения углекислого газа зеленым листом. Чтобы дать понятие об этом несоответствии, приведем числовые данные, заимствованные из работы названных выше ученых.

Лист *Catalpa bignonioides* поглощает из обыкновенного воздуха (0,03% CO₂) в один час 0,07 куб. сантиметра углекислого газа на один кв. см площади. Предполагая, что газ этот проходит только через устьичные отверстия, общая площадь которых составляет всего 0,09% площади листа, выходит, что на 1 кв. см площади отверстий приходится 7,77 куб. см газа в 1 час. Если сравнить эту энергию поглощения углекислого газа с поглощением его свободной поверхностью нормального раствора едкого натра, то оказывается, что лист поглощает в 50 раз скорее углекислый газ, чем раствор щелочи.

Этот неожиданный результат побудил Броуна и Эскомба исследовать процесс поглощения газа чисто физически. Исследование,

произведенное над поглощением углекислого газа щелочью, показало, что если газ поступает через мелкие отверстия, то энергия поглощения его пропорциональна не площади отверстий, а их диаметру, так как при уменьшении площади отверстий скорость диффузии газа возрастает. Благодаря этому возрастанию скорости диффузии, если поглощающая газ поверхность состоит из мелких отверстий, расположенных друг от друга на расстоянии 8—10 их диаметров, то в таком случае поглощение идет с такой скоростью, которая получилась бы, если бы между отверстиями вовсе не было никаких непроницаемых для газа промежутков, т.е. если бы вся поверхность раствора поглощала газ.

Применяя эти данные к листьям растений, Броун и Эскомб нашли, что, например, у подсолнечника (*Helianthus annuus*) на нижней стороне листьев устьица расположены на расстоянии, равном восьмикратному среднему диаметру их. Таким образом, в этом случае частота расположения устьичных отверстий как раз отвечает требованию максимальной аэрации внутренней ткани. Предполагая, что зеленые клетки поглощают углекислый газ так же энергично, как раствор щелочи, мы получаем путем вычисления следующие количества для возможного максимального поглощения его:

в 1 час на 1 кв. сантиметр площади листа

при подвижном воздухе 2,578 куб. сантиметра
при абсолютно-неподвижном воздухе . . 2,095 куб. сантиметра.

Измерения, произведенные Соде (1910), показали, что в действительности максимальное поглощение углекислого газа листом подсолнечника значительно слабее, чем поглощение щелочью; оно достигает всего 0,14 куб. см в час на 1 кв. см площади. Отсюда ясно, что строение устьичного аппарата у подсолнечника вполне обеспечивает наиболее энергичный газовый обмен, который только возможен при фотосинтезе.

Так как у разных видов растений число устьиц на единицу площади варьирует в весьма широких пределах, то понятно, что при очень малом числе устьиц и сильно развитой кутикуле энергия фотосинтеза может ослабляться единственно по причине ограничения в доступе углекислого газа внутрь листа. За отсутствием специальных сравнительных исследований вопрос этот, однако, пока остается невыясненным.

Во всяком случае на основании имеющихся данных о числе и распределении устьиц на листьях разных растений можно думать, что у огромного большинства сухопутных мезофитов газовый обмен для фотосинтеза вполне обеспечен, и что более или менее существенное ограничение его может произойти лишь при полном замыкании устьичных щелей.

Изучение физико-химической стороны фотосинтеза, помимо выяснения конструкции аппарата, служащего для этой цели растению, требует точного установления тех внешних и внутренних факторов,

которые так или иначе влияют на работу этого аппарата. Так как исследование в данном случае основано на количественном измерении фотосинтеза, то на практике можно применить учет газового обмена.

Применение этого метода, однако, в свою очередь требует точного определения количественного соотношения между поглощаемым углекислым газом и выделяемым кислородом, а также и определения химической природы того продукта, который накапливается пластидой вследствие ассимиляции углекислого газа и воды. Зная природу первого продукта фотосинтеза, можно воспользоваться количественным определением его для измерения скорости фотосинтетической работы.

Вопрос о количественном соотношении между обмениваемыми газами в фотосинтезе подвергался неоднократно обстоятельному экспериментальному исследованию. Главная трудность здесь заключается в том, что в опытах с живым растением необходимо принимать в расчет газовый обмен дыхания, прямо-противоположный обмену в фотосинтезе и при том далеко не постоянный в количественном соотношении обмениваемых газов. Дыхательный коэффициент, как известно, может колебаться в довольно широких пределах в зависимости от характера дыхательного материала, при чем колебания, как показал Пуриевич, наблюдаются даже в том случае, когда материалом служат разные представители углеводов. Так как при благоприятных условиях газовый обмен фотосинтеза значительно превосходит обмен дыхания, то последний нередко вовсе не принимается в расчет. Между тем, именно при определении соотношения обмениваемых газов это совершенно необходимо.

Как уже упомянуто выше, первый, кто произвел количественное определение поглощенного углекислого газа и выделенного кислорода, был Соссюр. Опыты Соссюра с современной точки зрения могут показаться примитивными. Он помещал в большой стеклянный сосуд растения, которые освещались солнечным светом от 6 до 18 дней. Перед опытом сосуд наполнялся газовой смесью, состоящей из обогащенного углекислым газом воздуха. Состав смеси определялся в начале и в конце опыта. Приведем данные, которые Соссюр получил в результате своих анализов.

Виды растений.	Количество газов в куб. сантиметрах.		
	Кислорода выделено.	CO ₂ погло- щено.	Кислорода поглощено.
<i>Vinca major</i>	292	431	139
<i>Mentha aquatica</i>	224	309	86
<i>Lythrum Salicaria</i>	121	149	27
<i>Pinus genevensis</i>	246	306	60
<i>Cactus opuntia</i>	126	184	57

К этим цифрам Соссюр присоединяет такое заключение: „из всех этих опытов явствует, что растения, разлагая углекислый газ, ассимилируют часть заключенного в нем кислорода“.

Это заключение весьма характерно, так как оно показывает, что Соссюр отдавал себе ясный отчет в том, что наряду с выделением кислорода происходит и его поглощение. Если, пользуясь цифрами Соссюра, мы прибавим количество поглощенного кислорода к количеству выделенного, то сумма будет как раз равна количеству поглощенного углекислого газа (по объему). Соотношение обмениваемых газов таким образом равно единице, если учитывать вместе дыхание и фотосинтез. Этого не могло бы быть, если бы соотношение обмениваемых газов в фотосинтезе значительно уклонялось от единицы. После Соссюра весьма обстоятельные исследования были произведены Буссенго (1864—68), который задан целью непосредственно определить соотношение O_2/CO_2 .

Прибавляя углекислый газ к воздуху, азоту, водороду или метану и работая в замкнутой атмосфере, он пришел к выводу, что соотношение $O_2/CO_2 = 1$.

Иной вывод получился у Шлётцинга, который помещал в замкнутое пространство целые растения и определял газовый обмен во время их развития; оказалось, что у некоторых растений O_2/CO_2 может дойти до величины равной от 1,15 до 1,33. Шлётцинг думает, что часть выделяемого кислорода растение заимствует из кислородных солей, например из нитратов. В виду того, что газовый обмен дыхания, совершающийся одновременно, может иметь влияние на учет газового обмена фотосинтеза, Боннье и Манжен (1886) сделали крайне интересную попытку отделить эти два процесса и произвести точное определение соотношения O_2/CO_2 вне влияния дыхательного коэффициента.

Для решения поставленной задачи они применили четыре разных метода. Первый сводился к тому, что листья вводились в замкнутый сосуд, наполненный воздухом, обогащенным углекислым газом, и затем подвергались последовательно освещению и затемнению. Предполагая, что дыхание совершается одинаково на свету и в темноте, нетрудно по данным анализов газов определить, какое количество кислорода поглощено и углекислого газа выделено вследствие дыхания во время опыта с освещением.

Этот прием в практическом отношении наиболее удобен, и к нему прибегали затем многие исследователи, так как при затемнении листьев фотосинтез совершенно прекращается, и это дает возможность точно учесть газовый обмен дыхания отдельно от фотосинтеза.

Второй метод Боннье и Манжена был основан на данных Клод Бернара (1878) о действии наркотиков на зеленое растение. Этот знаменитый физиолог показал, что умеренные дозы наркотиков совершенно приостанавливают фотосинтез, тогда как дыхание продолжается.

Подавляя фотосинтез при помощи хлороформа, Боннье и Манжен могли учитывать газовый обмен дыхания на свету для листьев того растения, с которым велись опыты над фотосинтезом.

Этот прием в практическом отношении менее удобен, так как он требует предварительных опытов для определения дозировки

наркотика. Так как, с другой стороны, известно, что наркотики в известных дозах повышают энергию дыхания, то при точных работах необходимо найти такую дозу наркотика, которая, подавляя фотосинтез, не усиливала бы дыхания.

Наконец, при работе с листьями сухопутных растений необходимо считаться также с анатомическим строением листа и скоростью проникновения наркотика во внутренние ткани.

Третий метод состоял в полном удалении углекислого газа из атмосферы, окружающей листья, и учете количественных колебаний в содержании кислорода. Для этого были взяты два одинаковых сосуда, из которых один содержал насыщенный раствор едкого барита, а другой—равный объем чистой воды. В первом сосуде, благодаря поглощению баритом углекислого газа, не только устранялся фотосинтез, но и происходило удаление из атмосферы углекислого газа, выделяемого в процессе дыхания. Отсюда явилась возможность точно учесть количество поглощенного кислорода в процессе дыхания. Во втором сосуде, с воздухом, обогащенным углекислым газом, учитывается количество выделенного во время фотосинтеза кислорода и количество поглощенного углекислого газа. Этот метод, практически очень удобный, однако не гарантирует полного прекращения фотосинтеза на свету, так как углекислый газ, выделяемый во время дыхания, может быть разложен в момент выделения. Едкий барит поглотит только ту часть углекислого газа дыхания, которую не успеют поглотить зеленые клетки.

Наконец, четвертый метод, примененный Боннье и Манженом, состоял в том, что на свет выставлялись листья *Euponymus japonicus* нормальные и желтые, неспособные к фотосинтезу вследствие полного или почти полного отсутствия хлорофилла. Желтые листья служили следовательно для измерения газового обмена дыхания. Недостаток этого метода заключается в том, что он требует специфического подбора листьев, желтых и зеленых, с одинаковой энергией дыхания.

Из данных, полученных всеми только что описанными методами, Боннье и Манжен находят, что дыхательный коэффициент листьев всегда ниже 1: величина его колебалась в пределах от 0,73 до 0,96. Общий коэффициент газового обмена фотосинтеза вместе с дыханием варьировал от 0,91 до 1,09, тогда как истинный коэффициент фотосинтеза, O_2/CO_2 , колебался в пределах от 1,06 до 1,24.

Таким образом, тот факт, что при валовом учете газового обмена фотосинтеза и дыхания соотношение O_2/CO_2 оказывается очень близким к единице, объясняется тем, что дыхательный коэффициент всегда меньше единицы. В действительности же во время фотосинтеза растение выделяет больший объем кислорода по сравнению с объемом поглощаемого углекислого газа.

Помимо нормального процесса кислородного дыхания, на газовый обмен зеленых органов на свету могут оказывать влияние побочные процессы превращения органических кислот. Обер (1892), изучавший газовый обмен фотосинтеза у мясистых растений (*Cras-*

sulaceae и др.), нашел, что у них коэффициент фотосинтеза может колебаться от 1,24 до 7,59. Мясистое растение, если в его тканях есть значительный запас органических кислот, может выделять кислород, совершенно не поглощая углекислого газа из окружающей его атмосферы.

Источником кислорода в данном случае являются ограниченные кислоты, которые при повышении температуры и под влиянием света разлагаются с образованием углекислоты; последняя усваивается зелеными клетками, которые и выделяют кислород в процессе фотосинтеза.

Этот факт имеет очень большое значение для методики определения коэффициента фотосинтеза.

Так как органические кислоты, будучи продуктами неполного окисления углеводов, чрезвычайно распространены у зеленых растений, то некоторый избыток кислорода, полученный в опытах Боннье и Манжена, может иметь своим источником эти кислоты. Во всяком случае при определении коэффициентов фотосинтеза оказывается совершенно необходимо обращать внимание еще и на возможность известного влияния со стороны присутствующих в ткани листа органических кислот.

В новейшее время особенно подробные исследования над коэффициентом фотосинтеза были произведены Макенн и Демусси (1913). Подвергнув обстоятельной критике разные методы своих предшественников, эти ученые в конце концов остановились на методе замкнутой атмосферы и подвергли экспериментальному исследованию очень большое число растений. Сущность их приема сводилась к точному определению, с одной стороны, дыхательного коэффициента, а с другой — валового коэффициента фотосинтеза и дыхания. При этом оказалось, что дыхательный коэффициент CO_2/O_2 колеблется у 24 исследованных видов растений от 0,92 до 1,12, а валовой коэффициент O_2/CO_2 — от 0,97 до 1,12.

Так как валовой коэффициент у отдельных видов оказался очень близким к дыхательному коэффициенту и так как между обоими коэффициентами обнаружилось обратно-пропорциональное соотношение, т.-е. понижение одного при повышении другого, то Макенн и Демусси приходят к выводу, что истинный коэффициент фотосинтеза равен единице, т.-е. на каждый объем поглощенного углекислого газа зеленая ткань выделяет равный ему объем кислорода.

К тому же выводу пришел Вильштеттер (1918), применяя метод пропускания тока воздуха, обогащенного углекислым газом и учитывая дыхание и фотосинтез путем последовательного затмения и освещения одних и тех же листьев.

Наконец, в новейшей работе Костычева (1921) указывается, что коэффициент фотосинтеза при помещении листьев в замкнутую атмосферу действительно делается равным единице лишь по прошествии более или менее продолжительного времени; в первые же 5—10 минут после начала опыта отношение CO_2/O_2 значительно больше единицы, от 1,26 до 2,50. Таким образом при по-

мещении листа в атмосферу, обогащенную углекислым газом, сначала происходит усиленное поглощение углекислого газа, и коэффициент фотосинтеза в этот период значительно ниже единицы. При относительно слабом свете период усиленного поглощения углекислого газа может длиться дольше, до 1 часа; таким образом, выходит как будто, что напряженность света оказывает влияние на количественное соотношение обмениваемых газов. Особенно низкие коэффициенты фотосинтеза получены Костычевым для водорослей на ярком солнечном свете. Так как автор не дает никакого объяснения найденным им временным отклонениям от нормального коэффициента фотосинтеза, то, очевидно, вопрос требует дальнейших более обстоятельных исследований.

Во всяком случае на основании имеющегося довольно разнообразного опытного материала мы можем заключить, что истинное соотношение обмениваемых газов в фотосинтезе по объему либо точно равно единице, либо чрезвычайно близко к единице. Что же касается различных отклонений от этого нормального коэффициента, то источников их следует искать в побочных процессах, так или иначе влияющих на газовый обмен зеленого растения.

Так как пластида является аппаратом фотосинтеза, то естественно было искать наличия ближайшего продукта фотосинтеза в ней.

Уже анатомическими исследованиями Моля (1837) было установлено, что в хлоропластах нередко встречаются зернышки крахмала. (См. рис. 7.) Значительно позже Сакс (1862—64) опытным путем доказал, что при выдерживании растения в темноте крахмал исчезает из хлоропластов и затем снова появляется на свету, если растение ассимилирует углекислый газ. Из данных своих опытов Сакс пришел к выводу, что крахмал есть первый видимый продукт фотосинтеза. С тех пор так называемая „проба Сакса на крахмал“ была принята не только как качественный прием для показания наличия фотосинтеза, но также стала применяться и для сравнительных количественных определений. Лист, в котором желательно макроскопически показать накопление крахмала, подвергается предварительному обесцвечиванию нагретым спиртом и затем окрашивается йодом в иодистом калии или прямо иодной тинктурой. По густоте тона получающейся при этом синей окраски можно до известной степени судить о количестве накопленного крахмала, а следовательно и об относительной энергии фотосинтеза.



Рис. 7. Крахмальные зерна в хлоропластах мха *Funaria hygrometrica*.

Дальнейшие исследования дали повод Саксу предложить более точный прием определения энергии фотосинтеза по количеству накапливающихся в листе продуктов.

Метод этот, известный под названием „метода половинок“, заключается в том, что подобравши растение с крупными и симметрично-построенными листьями, предварительно обескрахмаливают его и затем вырезают при помощи штампа из одной половинки листа кусок площадью от 50 до 200 кв. см. Кусок этот убивается опусканием в кипящую воду и затем высушивается в сушильном шкафу при 100°C до постоянного веса. Остальную часть листа, если он отрезан от растения, или все растение подвергают освещению, и по окончании опыта тем же штампом вырезают другой кусок из симметричной половинки листа, уже подвергшегося операции, и определяют сухой вес его. Разница в сухом весе между двумя одинаковыми по площади кусками укажет на количество продуктов фотосинтеза, а следовательно и на энергию последнего.

Если работа ведется с отрезанными листьями, то можно ввести поправку на дыхание, выдерживая обескрахмаленный кусок в темноте во все то время, когда другая часть листа подвергается освещению. При работе с листьями, не отделенными от растения, необходимо вводить поправку на отток ассимилятов из листа в стебель, для чего Сакс производил специальный опыт, выдерживая в темноте растение с запасами ассимилятов в листьях и определяя потерю сухого веса листа тем же методом половинок.

Уже из самого описания видно, что метод половинок пригоден лишь для валовых учетов, не требующих большой точности. Особенно большие ошибки могут получиться при работе с неотрезанными листьями, так как скорость оттока ассимилятов может варьировать в весьма широких пределах в зависимости от общего состояния растения.

При дальнейших исследованиях пришлось, однако, признать, что далеко не все зеленые растения способны образовывать крахмал на свету. Но, самое главное, Бём у удалось доказать, что хлоропласты способны образовывать крахмал и в темноте. Еще в 1874 г. Бём сделал наблюдение, что молодые проростки высших растений образуют крахмал при таком слабом свете, при котором фотосинтеза не может быть. Образование крахмала в пластидах в этом случае, по мнению Бёма, происходило на счет органических запасов семени. Затем в 1883 г. были сделаны опыты, из которых совершенно ясно вытекало, что обескрахмаленный лист на растворе сахара накапливает крахмал в хлоропластах при полном отсутствии света. При этом оказалось, что на крепких растворах сахара (до 20%) крахмал образуется в хлоропластах таких растений, которые, как *Galanthus*, *Hyacinthus*, *Iris*, *Ornithogalum*, нормально крахмала не образуют.

Отсюда Бём сделал вывод, что первым продуктом ассимиляции углекислого газа является не крахмал, а сахар, на счет которого пластида строит крахмал.

Более подробные исследования А. Мейера (1885) показали, что способность образовывать крахмал у двудольных варьирует в весьма широких пределах. Особенно обильное образование крахмала наблюдается у *Solanaceae* и *Papilionaceae*, затем следуют представители 17 семейств с обильным отложением крахмала, как *Papaveraceae*, *Fumariaceae*, *Geraniaceae*, *Primulaceae*, и др. Умеренно отлагают крахмал *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Coniferae* и др., всего 14 семейств. Очень мало образуется его у *Lobeliaceae*, *Gentianaceae*.

Из однодольных обильным отложением крахмала отличаются *Dioscoreaceae*, *Juncaceae*, умеренным — *Alismaceae*, *Cyperaceae*, малым — *Gramineae*, очень малым — *Iridaceae*. Совсем не образуют крахмала в листьях при нормальных условиях виды *Allium*, *Scilla*, *Muscari*, *Ornithogalum*, *Asphodelus*, *Hemerocallis*, *Anthericum*, *Yucca*, *Orchis fusca*.

Исследуя растения, не образующие крахмала, А. Мейер нашел, что у них происходит накопление сахара. Так как хлоропласты способны образовывать крахмал на счет сахара без всякого участия света, то большая или меньшая склонность к образованию крахмала могла быть удовлетворительно объяснена специфическим свойством пластид формировать крахмальные зерна лишь при определенной концентрации сахара. Действительно, Шимпер показал, что у *Hydrocharis morsus ranae* образование крахмала в хлоропластах начинается уже на 2% растворе глюкозы, у *Impatiens parviflora* — на 3%, а у *Iris germanica* — только на 20%. Однако, у некоторых растений, например у *Allium Cepa*, образование крахмала не происходит ни при каких концентрациях сахара.

Во всяком случае обнаруженные факты дали возможность установить две физиологические группы растений — крахмальные и сахарные, связанные друг с другом постепенным переходом.

Совершенно такие же группы были найдены Раукен (1914) у мхов; в этом классе растений крахмальными являются виды *Pellia*, *Marchantia*, *Mnium*, *Kantia* и др., а сахарными — виды *Orthotrichum*, *Laptozia*.

Совершенно не образуют крахмала *Andraea petrophila*, *Hedwigia albicans*, *Frullania dilatata*, *Radula complanata*.

Так как крахмал является полисахаридом, то естественно сделать вывод, что он представляет собой вторичный продукт фотосинтеза, образующийся на счет накапливающихся в клетке сахаров, когда их концентрация достигает необходимой для пластид данного растения величины.

Но если крахмал не есть первый продукт фотосинтеза, то какое же значение вообще имеет процесс крахмалообразования в зеленых пластидах? На этот вопрос пытался ответить А. Мюллер (1904) специальным исследованием о сравнительной энергии фотосинтеза у крахмальных и сахарных растений.

Пользуясь методом половинок Сакса, он пришел к выводу, что сахарные растения обнаруживают более слабую энергию фото-

синтеза по сравнению с крахмальными. Приведем цифровые данные из его работы. При помещении листьев в атмосферу, обогащенную углекислым газом, он получил следующие величины привеса сухого вещества на 1 кв. метр площади листьев и 10 часов ассимиляционной работы:

Растения крахмалистые.	Растения сахарные.
<i>Alliaria officinalis</i> . . . 10,6 грамма	<i>Arum italicum</i> 10,0 грамма
<i>Nicotiana Tabacum</i> . . . 13,8 "	<i>Allium Ceba</i> 11,9 "
<i>Helianthus annuus</i> . . . 18,2 "	<i>Colchicum autumnale</i> . . . 12,2 "
<i>Verbascum nigrum</i> . . . 20,3 "	<i>Canna indica</i> 15,2 "
<i>Rumex obtusifolius</i> . . . 22,2 "	<i>Musa Ensete</i> 18,1 "
<i>Nymphaea spec.</i> 23,7 "	

Сравнивая цифры обоих рядов, мы видим, что заключение Мюллера вряд ли можно признать правильным. С чисто теоретической точки зрения представляется весьма вероятным, что крахмалообразование является средством понизить концентрацию сахара в клетке; средство это кажется весьма целесообразным для поддержания энергичной работы фотосинтеза, которая может задерживаться избыточным накоплением ассимилятов в растворимой форме. Но по существу значение крахмалообразования остается неясным, и никаких точных объективных данных в пользу только что указанного чисто теоретического и, кстати сказать, весьма распространенного толкования привести нельзя. Не лишена даже вероятная мысль, что крахмалообразование есть параллельный процесс, не имеющий прямой связи с фотосинтезом. Дело в том, что после открытия Бёмом способности хлоропластов образовывать крахмал в темноте, подтвержденного Шимпером и А. Мейером, затем были испытаны самые разнообразные вещества в качестве материала. В результате, по данным А. Мейера, Лорана, Надсона и Требу, оказалось, что хлоропласты образуют крахмал из тростникового сахара, мальтозы, лактозы, декстрозы, левюлёзы, галактозы, маннита, дульцита, мелампирита, адонита, сорбита, декстрина и глицерина. Ни одно из этих веществ не является, однако, универсальным, за исключением, быть может, тростникового сахара, хотя испытание более многочисленных видов растений вероятно приведет к отрицанию универсальности и этого соединения.

Эта специфичность в связи с разнообразием в концентрации основного материала, при которой начинается крахмалообразование, естественно наводит на мысль, что этот процесс, быть может, представляет собой реакцию пластиды на накопление известных веществ в плазме,—реакцию, имеющую определенное физиологическое значение для самой пластиды. К тому же весьма характерно то обстоятельство, что способность образовывать крахмал свойственна хромопластам и особенно лейкопластам, представляющим собой редуцированные формы нормальных зеленых пластид, не участвующие в фотосинтезе.

Во всяком случае опыты с образованием крахмала в пластидах на растворах сахара в темноте не могут служить прямым доказатель-

ством, что в нормальных условиях образуется сахар в качестве ближайшего продукта фотосинтеза. Необходимо было получить непосредственные данные о накоплении сахара в зеленых клетках и определить его природу. Броун и Моррис (1893), предпринявшие эту работу, показали, что в листьях накапливаются из группы настоящих сахаров сахароза, глюкоза, левюлёза и мальтоза. Попытки открыть другие гексозы, кроме декстрозы и левюлёзы, не увенчались успехом. Ввиду трудностей в идентификации отдельных гексоз, вопрос этот, однако, не может считаться окончательно решенным. Точно так же нельзя считать решенным и вопрос о присутствии мальтозы: согласно новейшим данным Дэвиса, Дэша и Сауэра (1916), мальтоза образуется в листе вследствие энзиматической реакции, которая наступает, если лист убивается не моментально. Эти авторы указывают вместе с тем, что, помимо гексоз, в листьях накапливаются также пентозы; заключение это, однако, сделано лишь на основании косвенных данных и не может считаться строго доказанным, точно так же как и заключение о присутствии пентозанов. Броун и Моррис отрицают присутствие пентоз в листьях в качестве продукта фотосинтеза.

Мы видим таким образом, что важнейший вопрос, именно вопрос о химической природе накаплиющихся ассимилятов, в сущности чрезвычайно слабо разработан. Не подлежит сомнению только, что у высших растений в ассимилирующих клетках накапливаются сахароза, глюкоза и фруктоза. Сахары эти накапливаются не только у сахарных, но также и у крахмалистых растений, при чем, по данным Броуна и Морриса, даже у типичных крахмалистых растений главная масса ассимилятов представлена сахарами, количество же крахмала составляет лишь очень небольшую долю общего количества ассимилятов. Так, например, по данным одного опыта с подсолнечником, после 12 часов освещения получился привес сухого вещества на 1 кв. метр площади в 12 грамм; из них на долю крахмала приходилось 1,4 грамм. Подобные же результаты были получены и для *Tropaeolum majus*. У этого растения были анализированы три порции листьев: первая порция заключала листья, собранные в 5 ч. утра, вторая — листья, собранные также в 5 ч. утра и освещавшиеся до 5 ч. пополудни, с черешками, опущенными в воду; для третьей порции были взяты листья, оставленные на растении до 5 ч. пополудни. Анализ углеводов дал следующие результаты:

Количество углеводов в % от сухого веса листьев.			
	I порция.	II порция.	III порция.
Крахмал	1,23	3,91	4,59
Сахароза	4,65	8,85	3,86
Глюкоза	0,97	1,20	0,00
Фруктоза	2,99	6,44	0,39
Мальтоза	1,18	0,69	5,33
Всего	11,02	21,09	14,17
Сахаров	9,79	17,18	9,58
			5*

Из этих данных видно, что у инсолированных листьев как отделенных, так и не отделенных от растения, больше всего накапливается сахаров, несмотря на то, что *Tropaeolum* принадлежит к числу крахмалистых растений. Из листьев, оставшихся на растении, углеводы передвигались в стебель в течение дня настолько энергично, что к 5 ч. пополудни общее их количество лишь немногим превосходило таковое у листьев, собранных в 5 ч. утра, до начала фотосинтетической работы.

О передвижении углеводов из листа в стебель в темные часы суток дают представление следующие данные Броуна и Морриса для того же *Tropaeolum*. Анализ углеводов в двух порциях листьев, из которых одна была высушена тотчас же, а другая после выдерживания растения в течение 24 часов в темноте, дал следующие результаты:

Количество углеводов в % от сухого веса листьев.

	I порция до затенения.	II порция после 24 час. затенения.
Крахмал	3,69	2,98
Сахароза	9,98	3,49
Глюкоза	0,00	0,58
Фруктоза	1,41	3,46
Мальтоза	2,25	1,86
Всего сахаров	13,64	9,39

Из этих данных видно, что при затенении, когда работа синтеза в листе прекращается, количество углеводов в нем уменьшается, при чем уменьшается количество крахмала, сахарозы и мальтозы; напротив, количество глюкозы и фруктозы может даже увеличиться.

Однако, сделать какие-либо заключения о последовательности превращения одних углеводов в другие на основании подобных аналитических данных совершенно невозможно.

Из имеющегося в литературе аналитического материала можно только сделать вывод, что у многих растений количество крахмала за ночь уменьшается или даже он к утру совершенно исчезает из листьев.

Вместе с тем в период оживленного фотосинтеза возможно более энергичное накопление крахмала по сравнению с сахарами; это было констатировано, между прочим, Мюллером-Тургау (1885) для листьев табака.

Весьма вероятно, что количественное соотношение между сахарами и крахмалом варьирует в весьма широких пределах у разных видов растений; кроме того, оно несомненно варьирует также и у одного и того же растения в разные часы суток. Подобные вариации возможны также в количественном соотношении разных сахаров. Наличие нескольких сахаров указывает, что первичный продукт фотосинтеза сразу же подвергается новому химическому превращению, которое может дать серию разных производных. С

чисто химической точки зрения представляется более вероятным, что первичным ассимилятом является гексоза. Мысль эта находит подтверждение в микрохимических исследованиях Стракоша (1907), который нашел, что в мезофилле листа сахарной свеклы встречается из сахаров только глюкоза; в жилках появляется фруктоза и за ней сахароза, а мальтоза встречается только в черешке. Макроскопические анализы мякоти и жилок в общем подтвердили эти данные: сахароза оказалась сосредоточенной в жилках, а глюкоза — в мякоти.

Отсюда Стракош делает вывод, что первым продуктом фотосинтеза у свеклы является глюкоза, на счет которой путем энзиматических реакций образуются другие сахара.

Вывод этот, однако, оспаривается Дэвисом, Дэшем и Сауэром, которые на основании количественных анализов приходят к выводу, что первичным сахаром является сахароза; последняя подвергается инверсии при содействии инвертазы, которая, по данным Робертсона, Ирвайна и Добсона (1909), присутствует в значительных количествах в листьях и черешках свеклы и отсутствует в корнях.

Очень ограниченное число экспериментальных исследований по этому вопросу, а также невозможность установить при помощи точной качественной реакции появление первичного углевода в качестве продукта фотосинтеза, не дает возможности высказать определенное мнение в пользу того или другого из сахаров. Единственно, что можно при современном состоянии наших знаний формулировать вполне уверенно, это — заключение, что ближайшим продуктом фотосинтеза является не крахмал, а сахар, природу которого предстоит определить будущим исследованиям.

Еще менее достоверных сведений мы имеем о ближайших продуктах фотосинтеза у низших растений.

У зеленых водорослей, даже у низших, образуется крахмал (*Conjugatae, Volvocales, Ulotrichales, Charales, Siphonocladiales* и часть *Siphonales*), у *Acetabulariaceae* — инулин, у *Phytophysa* и *Phyllosiphon* — ксилоза, у *Vaucheria* и *Diatomaceae* — масло (вне пластид); у багряных найден углевод, близкий к крахмалу (крахмал багрянок), и у некоторых — масло. У бурых водорослей отмечен фукозан, но природа его не выяснена. Точно так же неизвестен и продукт фотосинтеза у синезеленых водорослей, по одним данным: это — гликоген, тогда как по другим, это — соединение углевода с белком (глюкопротеид). Само собою разумеется, что большинство этих продуктов, если не все, являются вторичными.

Г Л А В А V.

Влияние внешних условий на энергию фотосинтеза. Источники углерода и их концентрация. Вода. Содержание кислорода. Температура.

Как уже замечено выше, для уяснения физико-химической стороны фотосинтеза чрезвычайно важно изучение влияния внешних и внутренних агентов или факторов на этот процесс. При анализе влияния этих факторов, однако, совершенно необходимо отличать две стороны: во-первых, влияние на самые реакции, из которых складывается синтез органического вещества; во-вторых, влияние на пластиду, как на живой элемент клетки, или на всю клетку, или на весь лист, как живой орган растения.

Нельзя не заметить, что в многочисленных экспериментальных исследованиях, посвященных внешним и внутренним факторам, эти две стороны недостаточно резко различались. Многие экспериментаторы склонны были рассматривать фотосинтезирующий аппарат растения как простую машину, и этот упрощенный взгляд нередко отражался на интерпретации фактических данных. В дальнейшем изложении мы постараемся разграничить указанные две стороны влияния, насколько это возможно, но в нашем обзоре будем придерживаться обычной схемы рассмотрения влияния отдельных факторов на весь процесс фотосинтеза, как он протекает в живой ткани растения.

1. Источники углерода и их концентрация.

Тот с самого начала установленный факт, что зеленое растение способно усваивать углекислый газ атмосферы, еще не решал вопроса о возможности использования других минеральных соединений углерода для фотосинтеза.

Правда, по отношению к сухопутным растениям почти не могло быть сомнения, что углекислый газ атмосферы служит единственным источником углерода в процессе фотосинтеза. Но уже по отношению к водным растениям можно было поставить вопрос, не могут ли они непосредственно усваивать карбонаты, находящиеся в

растворе. Целый ряд водорослей (особенно *Characeae*) и высших водных растений, как показали наблюдения, инкрустируются углекислой известью в водоемах, богатых растворенными карбонатами. Инкрустация эта стоит в тесной связи с фотосинтезом, так как отложение углекислой извести происходит в дневные часы во время оживленной фотосинтетической работы. Сущность процесса сводится к тому, что кислая углекислая соль переходит в основную, которая и откладывается на поверхности растения. Происходит ли это превращение внутри живой клетки или снаружи под влиянием одностороннего поглощения ионов кислого карбоната, хорошенько не выяснено. Любопытно указать, что осаждение углекислой соли кальция происходит также и в том случае, когда в окружающем растворе в качестве источника кальция находится гипс или хлористый кальций. Опыт показал во всяком случае, что водоросли могут обходиться без притока углекислого газа из атмосферы, если в окружающей их воде находятся растворенные карбонаты.

С точки зрения химизма фотосинтеза этот факт вряд ли может иметь большое значение, так как водные растения усваивают и молекулярный растворенный в воде углекислый газ. Гораздо больше интереса представлял вопрос, нельзя ли заменить углекислый газ окисью углерода.

Сделанные в этом направлении опыты (Буссэно, Штутцер, Юст, Зеелендэр, Рихардс и Мэкдугэль, Крашенинников) вполне согласно показали, что окись углерода является ядом для зеленых растений и совершенно не усваивается. По данным Зеелендэра ядовитое действие начинает ясно сказываться уже при содержании 0,5% CO в атмосфере.

Утверждение Боттомлея и Джэксона (1903), что при слабых концентрациях окись углерода может заменять углекислый газ, не подтвердилось в опытах Крашенинникова (1909). Таким образом, мы можем с полной уверенностью сделать вывод, что источником углерода для фотосинтеза является только углекислый газ в молекулярной форме или же в форме иона угольной кислоты.

Ввиду того, что парциальное давление углекислого газа в воздухе очень слабо, естественно было поставить вопрос, как будет реагировать зеленое растение на увеличение содержания этого газа. Опыты с обогащением воздуха углекислым газом были предприняты еще Соссюром, который нашел, что в воздухе, содержащем 25% по объему углекислого газа, растения плохо растут; несколько лучше — при содержании 12½%; хорошо и в некоторых случаях даже лучше, чем в обыкновенном воздухе, — при содержании 8%. Буссэно, подтверждая эти данные Соссюра, нашел, однако, что обогащение воздуха углекислым газом оказывает благоприятное влияние лишь при ярком освещении; при слабом свете, наоборот, прибавка этого газа угнетает растения.

Затем специально вопросом о влиянии парциального давления углекислого газа на энергию фотосинтеза занялись Клоэц и Гра-

сиолэ (1851), Бём (1873), Шютценбергер и Кинкво (1873), Мюллер (1876), Пфеффер (1870), Годлевский (1873) и Крейслер (1885).

Из всех этих исследований с полной определенностью выяснилось, что для фотосинтеза существует некоторый оптимум в содержании углекислого газа; при дальнейшем увеличении концентрации этого газа, т.е. при переходе оптимальной границы, фотосинтез ослабляется. По данным Годлевского, помещавшего листья в замкнутую атмосферу, оптимальная концентрация углекислого газа для разных видов растений различна; так, например, для *Glyceria spectabilis* она равна 8—10%, для *Typha latifolia* 5—7%, а для *Nerium Oleander* повидимому еще ниже.

Оптимальная концентрация, однако, не остается постоянной, но изменяется для одного и того же растения в зависимости от силы освещения; чем ярче свет, тем выше оптимальная концентрация. Данные эти были затем подтверждены опытами Пантанелли (1903), который нашел, что для *Elodea canadensis* при освещении, равном $\frac{1}{4}$ полной дневной инсоляции, оптимум лежит при 10% CO_2 , при полной инсоляции—при 15%, а при освещении в 4 раза сильнее полной инсоляции—при 20%. При относительно слабом свете электрической лампы (100 свечей на расстоянии 31 см) Крейслер, работавший методом тока газовой смеси, нашел для ветки *Rubus fruticosus* с 9 листьями следующие вариации в энергии фотосинтеза в зависимости от концентрации CO_2 .

Дни опыта	2-й	5-й	6-й	8-й	9-й	10-й	11-й
Содержание CO_2 , в %	0,05	0,10	0,20	0,50	1,0	6,6	13,3
Количество CO_2 , разложенного в 1 час в миллиграммах .	49,6	58,8	79,2	81,4	87,0	77,7	71,4

Из этих цифр видно, что для *Rubus fruticosus* оптимальной является концентрация CO_2 , равная 1%. Против данных Крейслера можно было бы возразить, что его опыт продолжался слишком долго, что энергия фотосинтеза могла упасть, вследствие чего нельзя сравнивать данные, полученные на 2-й день опыта, с данными, полученными на 9-й день. Однако, предпринятая Крейслером проверка показала, что даже на 12-й день энергия фотосинтеза у опытного растения ослаблена лишь очень немного, а потому однопроцентное содержание углекислого газа действительно следует считать оптимальным.

Броун и Эскомб (1902) показали, что при слабой концентрации углекислого газа энергия фотосинтеза возрастает пропорционально увеличению в его парциальном давлении. В опытах с *Helianthus annuus*, *Catalpa bignonioides*, *Polygonum Weyrichii*,

Petasites albus, *Tropaeolum majus*, эта пропорциональность наблюдалась лишь при содержании CO_2 ниже 1,6%. Эти данные были затем подтверждены Блекмэном и Смисом, которые нашли, что у *Elodea* и *Fontinalis* прямая пропорциональность наблюдается до концентрации CO_2 , равной 0,0536%; сильное угнетение фотосинтеза происходит, когда концентрация достигает 30%.

Наконец, новейшие опыты Варбурга (1919—20) с *Chlorella* показали, что при повышении содержания CO_2 от 0,0005% до 0,3%, энергия фотосинтеза сначала возрастает пропорционально концентрации CO_2 , а затем начинает все более и более отставать.

На основании всех этих данных мы можем отличать три степени в концентрации CO_2 : первую ступень приблизительно до 0,05%, когда энергия фотосинтеза прямо пропорциональна содержанию углекислого газа; вторую ступень приблизительно до 10—20%, когда фотосинтез возрастает вместе с увеличением содержания углекислого газа, но все более и более замедленным темпом; наконец, третью ступень, от 20% и выше, когда фотосинтез падает по мере увеличения концентрации CO_2 .

Само собою разумеется, что при работе с живым листом трудно рассчитывать, что парциальное давление CO_2 внутри листа будет совершенно одинаково с давлением этого газа в окружающей лист атмосфере. Поэтому, особенно с листьями сухопутных растений, следует ожидать некоторого преувеличения в цифрах концентрации, характеризующих переход от одной из указанных выше ступеней к следующей. Точно так же возможно, что разные цифры оптимальной концентрации, получаемые для различных видов растений, могут получиться исключительно вследствие неодинаково быстрого поступления CO_2 в зеленые клетки листа. Поэтому вопрос о специфичности оптимальной концентрации CO_2 для разных видов растений в сущности требует специального расследования; имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные говорят лишь о возможности такой специфичности. Для окончательного выяснения этого пункта необходимо сравнение двух или более видов в таких условиях, которые дали бы возможность совершенно устранить побочное влияние скорости в диффузии газов, а также и других процессов вторичного характера. Тот несомненный факт, что прямая пропорциональность между энергией фотосинтеза и содержанием CO_2 наблюдается лишь при относительно низких концентрациях этого газа, весьма мало превышающих его содержание в воздухе, ясно указывает на наличие известного тормоза, характер которого, однако, остается пока совершенно неизвестным. С теоретической точки зрения наиболее вероятно, что в данном случае тормозящее действие получается вследствие недостаточно быстрой переработки или удаления из пластиды первичного продукта ассимиляции. При наличии такого тормоза энергия фотосинтеза становится пропорциональной уже не скорости разложения CO_2 , а скорости оттока первичного продукта или его дальнейшей переработки.

Та предельная оптимальная концентрация CO_2 , до которой еще наблюдается увеличение энергии фотосинтеза, повидимому соответствует предельной скорости этого вторичного процесса. Мы видели, что оптимальная концентрация CO_2 увеличивается для одного и того же растения вместе с усилением света; этот факт дает основание к заключению, что предполагаемый нами вторичный процесс также зависит от света, и скорость его может быть увеличена путем усиления яркости света.

Достигнув возможной максимальной величины, соответствующей оптимальному содержанию CO_2 , энергия фотосинтеза при дальнейшем усилении концентрации этого газа должна была бы остаться без изменения. Опыт показывает, однако, что за пределами оптимума наступает падение фотосинтеза. Этот факт, нам думается, служит ясным указанием на наличие нового тормоза, который ослабляет работу пластиды в первой ее фазе, именно в самом процессе разложения CO_2 . На основании имеющихся данных о так называемом инактивировании хлоропластов можно предположить, что в данном случае тормозом является ядовитое действие углекислого газа на пластиду как живой органит, а может быть и на всю клетку.

Во всяком случае полное прекращение фотосинтеза наступает не сразу даже при очень высоких концентрациях CO_2 . Большинство опытов Буссэно сделано при содержании CO_2 от 30 до 50%. Кроме того, имеются указания, что фотосинтез может осуществляться даже в чистом углекислом газе. В действительности, предельная концентрация CO_2 для фотосинтеза не определена с надлежащей точностью, так как авторы не принимали в расчет условий диффузии этого газа внутрь зеленой клетки, да и вообще специальных исследований о предельной концентрации нет. При опытах с сухопутными растениями следует иметь в виду, что, как показали Дарвин и К. Линсбауэр (1916), углекислый газ уже при относительно низких концентрациях вызывает закрытие устьичных щелей. Нельзя не заметить, однако, что вопрос о влиянии углекислого газа на движения замыкающих клеток устьиц нуждается в специальном исследовании.

2. Вода.

Наравне с углекислым газом, материалом для построения органического вещества при фотосинтезе служит также вода. На усвоении воды в сущности и основано утверждение, что ближайшими продуктами фотосинтеза являются углеводы из группы сахаров. Еще Соссюр отметил, что привес от фотосинтеза больше того, который мог бы получиться от усвоения одного углерода; этот излишек и падает на долю усвоенной воды. При современной технике исследования, однако, нет возможности непосредственно учесть

количество ассимилируемой воды, и потому вопрос этот остается без надлежащего экспериментального освещения.

Но независимо от усвоения воды в процессе построения органического вещества, содержание воды в клетке может оказывать косвенное влияние на фотосинтез. Влияние это отмечено в опытах Крейслера, который нашел, что при завядании фотосинтез прекращается. Эти данные, однако, оспариваются новейшими исследованиями Вильштеттера и Штолля (1918), которые нашли, что у *Pelargonium peltatum* потеря тканью 30% воды совершенно не отзывается на энергии фотосинтеза. Если снять с листа нижний эпидермис, то энергия фотосинтеза уменьшается всего вдвое при потере тканью 70% воды.

Имеются также указания, что водоросли разлагают углекислый газ в плазмолизованном состоянии.

Нельзя не заметить, однако, что вопрос о косвенном влиянии содержания воды на энергию фотосинтеза еще не расследован с достаточной полнотой. Технически работа здесь усложняется тем, что у сухопутных растений листья при потере воды закрывают устьица, вследствие чего замедляется поступление CO_2 в зеленые клетки. У мхов, лишенных устьиц, уменьшение тургора вызывает падение фотосинтеза, быть может тоже по причине более затрудненного проникновения CO_2 внутрь клеток.

Во всяком случае, при полном высушивании зеленой ткани фотосинтез совершенно прекращается, что также может служить косвенным доказательством необходимости усвоения воды вместе с CO_2 .

3. Содержание кислорода.

Будучи продуктом выделения, кислород, казалось бы, не необходим для осуществления фотосинтеза. Действительно, метод Энгельманна, как вообще все методы, основанные на применении кислородных индикаторов, дают наглядное доказательство, что для начала реакции фотосинтеза присутствие кислорода в среде, окружающей растение, излишне.

Однако, еще Буссэно обратил внимание на то, что при выдерживании растений в темноте и в атмосфере водорода, азота или метана, они теряют способность к фотосинтезу, несмотря на внешний вполне нормальный вид. Затем Прингсгейм, исследуя клетки с хорошо выраженным движением протоплазмы и применяя метод Энгельманна, нашел, что в бескислородной среде клетка теряет способность к фотосинтезу, еще будучи живой и сохраняя слабые признаки движения протоплазмы.

Пропуская через камеру, где были помещены клетки *Chara*, ток водорода с углекислым газом, можно наблюдать, — говорит Прингсгейм, — как движение протоплазмы и способность клеток к фотосинтезу постепенно ослабевают до полного исчезновения, несмотря на непрерывное освещение препарата.

На основании подобных опытов Прингсгейм приходит к выводу, что выделение кислорода есть особая функция, не связанная непосредственно с разложением углекислого газа.

Повторяя опыты Прингсгейма, Юарт также пришел к выводу, что *Chara* и *Elodea* при продолжительном пребывании в атмосфере водорода, одинаково на свету и в темноте, теряют безвозвратно способность к фотосинтезу. Напротив мхи (*Bryum*, *Orthotrichum*, *Dicranum*) при непрерывном освещении не теряют способности к фотосинтезу в атмосфере водорода; потеря этой способности у них происходит только в темноте, при чем она снова возвращается, если препарат подвергнуть освещению.

Наконец, в новейшее время Вильштеттер и Штоль (1918) подвергли этот вопрос новому переисследованию, применяя обычный газометрический метод и пользуясь током газа. По мнению этих авторов, существенным недостатком прежних исследований было применение водорода в качестве индифферентного газа, так как в действительности водород оказывает ядовитое действие на протоплазму. Поэтому в своих опытах они предпочли пользоваться азотом.

Опытное исследование показало, что различные виды растений обладают очень различной выносливостью в смысле сохранения жизни в бескислородной среде.

Так, например, взятые для опытов два вида *Pelargonium* оказались необычайно чувствительными к отсутствию кислорода, тогда как *Cyclamen europaeum*, напротив, обнаружил большую выносливость; из мхов очень большую выносливость обнаружил *Polytrichum juniperinum*.

Опыты показали, что фотосинтез может протекать нормально при очень малом содержании кислорода в окружающей растении среде; так, например, *Pelargonium zonale* сохраняет нормальную энергию фотосинтеза при содержании 1,35% O_2 .

При выдерживании в бескислородной среде, листья *Pelargonium* сравнительно быстро отмирают и безвозвратно теряют способность к фотосинтезу; у *Cyclamen* и *Polytrichum*, напротив, наблюдается восстановление способности к фотосинтезу, как показывают следующие цифры, относящиеся к *Cyclamen*:

	Продолжительность пребывания в бескислородной среде и в темноте:	Количество ассимилиров. CO_2 в течение 1 часа.	
		Через 20 мин. после освещения.	Через 1 1/2 ч. после освещения.
20 листьев	1 час.	0,03 грамма.	0,127 грамма.
" "	2 "	0,07 "	0,106 "
" "	15 "	0,0018 "	0,118 "
10 "	2 "	0,037 "	0,032 "
" " более	24 "	0,004 "	0,015 "

На основании этих данных Вильштеттер и Штоль приходят к выводу, что присутствие свободного кислорода в среде, окружающей растение, и в тканях растения—не нужно для осуществления фотосинтеза. После полного вытеснения кислорода из среды и из клеток листа, растение может начать фотосинтетическую работу с нормальной энергией, но это начало работы совершается на счет присутствующего в ткани особого кислородного соединения, участвующего в фотосинтезе. При продолжительном выдерживании растений в бескислородной среде происходит распад соединения, участвующего в фотосинтезе кислородного соединения; у растений, сохраняющих жизненность в этих условиях, фотосинтез возобновляется в очень слабой степени, но затем его энергия повышается.

Мы видим таким образом, что Вильштеттер и Штоль признают необходимость кислорода, но не в свободном, а в связанном виде. Этот вывод, однако, носит гипотетический характер, так как наличие легко диссоциирующегося кислородного соединения, участвующего в фотосинтезе, остается недоказанной. Вполне достоверным остается, однако, тот факт, что при полном отсутствии свободного кислорода пластида может начать фотосинтетическую работу.

4. Температура.

Подобно содержанию углекислого газа, температура может оказывать двоякое действие: на реакции фотосинтеза и на пластиду как живой элемент клетки. Изучение влияния температуры на фотосинтез началось с 1864 г., когда Де-Фоконпре показал, что энергия фотосинтеза зависит как от температуры среды, так и от специфических особенностей растения. Затем Буссэно сделал попытку определить самую низкую температуру, при которой еще происходит фотосинтез; для *Pinus Laricio* предельной оказалась $t^{\circ} 0,5^{\circ} C$.

Первая систематическая работа принадлежит Гейнриху (1871), который пользовался методом счета пузырьков газа и проследил влияние температуры для *Hottonia palustris* от самого низшего ($2,5^{\circ} C$) до высшего ($45^{\circ} C$) предела. При этом оказалось, что энергия фотосинтеза возрастает вместе с t° до $25^{\circ} C$, затем она начинает ослабляться сравнительно медленно при повышении t° до $30^{\circ} C$ и очень быстро—при дальнейшем повышении до $45^{\circ} C$.

При t° от 45° до $51^{\circ} C$ растение не выделяет кислорода, но сохраняет способность к фотосинтезу, что и обнаруживается, если его перенести в воду, t° которой равна $18,8^{\circ} C$. Температура в $55^{\circ} C$ является для *Hottonia* смертельной: уже после 10-минутного пребывания при этой t° , растение навсегда теряет способность к фотосинтезу. Некоторые данные о влиянии t° мы находим в работах Бёма (1873), Шютценбергера и Кинкво (1873); последние два ученых показали, что у *Elodea canadensis* разло-

жение CO_2 прекращается при t° от 45° до $50^\circ C$, но растение продолжает дышать.

Затем систематическое исследование над влиянием температуры было произведено Крейслером (1887—90), который работал методом пропускания тока газовой смеси и учитывал дыхание. Приведем его данные, относящиеся к ветке *Rubus fruticosus*.

Температура.	Количество поглощенного CO_2 в 1 час в миллиграммах.	
	Вся ветка.	На 1 кв. дециметр листьев.
2,3° C	24,8	4,0
7,5	42,5	6,9
11,3	60,4	9,8
15,8	69,4	11,2
20,6	65,3	10,5
25,0	71,3	11,5
29,3	59,6	9,6
33,0	59,5	9,6
37,0	56,1	9,0
41,7	50,7	8,2
46,4	31,9	5,1

Из этих цифр совершенно ясно выступает наличие оптимальной температуры около $25^\circ C$, за которой следует падение энергии фотосинтеза. Совершенно прекращается фотосинтез при t° близкой к $50^\circ C$, тогда как для дыхания критическая t° лежит около 60° . Крейслер таким образом вполне подтверждает данные своих предшественников относительно того, что функция фотосинтеза при повышении t° прекращается раньше функции дыхания (рис. 8).

Чтобы более наглядно показать отношение этих двух функций к t° , приведем данные Крейслера для *Rubus fruticosus*. Если принять за единицу энергию дыхания и фотосинтеза при $t^\circ 2,3^\circ C$, то энергия обоих этих процессов выразится при повышении t° следующими относительными числами:

Температура . . .	2,3	7,5	11,3	15,8	20,6	25	29,3	33	37	41,7	46,4
Дыхание . . .	1	1,8	3,0	4,6	4,8	7,8	8,8	12,1	14,4	19,1	26,4
Фотосинтез . . .	1	1,7	2,4	2,8	2,6	2,9	2,4	2,4	2,3	2,0	1,3

Эти два ряда цифр с достаточной резкостью показывают, какое существенное отличие наблюдается между дыханием и фотосинтезом в отношении температуры.

Крейслер подтвердил также прежние данные о специфичности оптимальной t° у разных видов растений; в то время как для *Rubus fruticosus* оптимальная температура оказалась близкой к $25^\circ C$, для *Prunus Laurocerasus* она равна $40^\circ C$.

Что касается минимальной температуры, при которой еще можно констатировать фотосинтез, то для исследованных растений Крейслер получил следующие цифры:

<i>Ricinus communis</i>	0,6° C
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0,9°
<i>Prunus Laurocerasus</i>	2,2°
<i>Rubus fruticosus</i>	2,4°

Маттэи (1902—04) нашла для *Prunus Laurocerasus* более низкую начальную t° , именно — $6^\circ C$. Еще более низкие температуры нашел Жюмелль (1892) для лишайников, которые обнаруживают фотосинтез даже при -35° и $-40^\circ C$. Ввиду того, что и для ды-

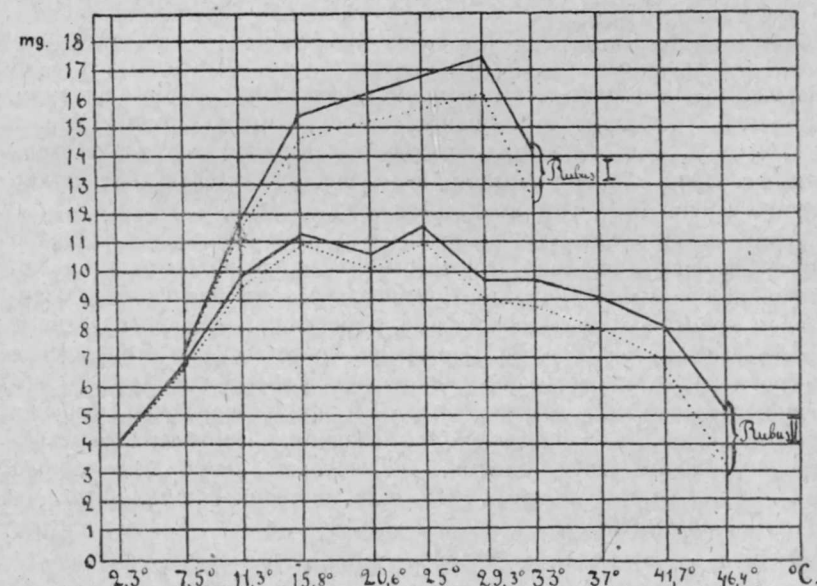


Рис. 8. Кривая энергии фотосинтеза в зависимости от температуры, по данным Крейслера, для двух ветвей *Rubus*. Пунктирные кривые означают величину фотосинтеза без учета, а сплошные — с учетом дыхания.

хания найдены температуры до -25° и ниже, данные Жюмелля не должны нас поражать; но было бы весьма желательно произвести специальное расследование в этом направлении.

После Крейслера вопрос о влиянии температуры на фотосинтез подвергся новому переисследованию Блекмэном и Маттэи.

В первой работе Маттэи делает весьма существенное возражение Крейслеру по поводу слишком большой продолжительности каждого отдельного опыта. Упрек этот вполне основателен, так как у Крейслера действительно каждый отдельный

опыт длился много часов. Кроме того, Маттэи обратила также внимание на то, что для точного установления температуры, при которой работает лист, необходимо измерять температуру ткани листа термоэлектрическим методом. Работая тем же методом пропускания газовой смеси через камеру, где помещался лист, и применяя, подобно Крейслеру, искусственное освещение (газовая лампа с притоком газа под большим давлением), Маттэи однако сократила продолжительность каждого отдельного опыта до 1—1½ час.

Несмотря на все принятые предосторожности, все же в результате получились данные, вполне аналогичные данным Крейслера, как это видно из следующих заимствованных нами из статьи Маттэи цифр, относящихся к *Prunus Laurocerasus*.

Температура	5°	10°	12°	15°	23°	31°	37°	40°	43°
Количество поглощенного CO ₂ в миллиграммах . .	2	38	46	70	104	155	236	148	104

Мы видим, что и здесь весьма ясно выступает температурный оптимум, при чем и абсолютная величина этого оптимума весьма близка к 40°, т.-е. к той цифре, которую дал Крейслер для *Prunus Laurocerasus*. Таким образом, по существу, казалось бы, ничего нового опыты Маттэи не дали.

В действительности, однако, Маттэи внесла совершенно новый элемент, показав, что энергия ассимиляции не остается постоянной при одной и той же температуре, но уменьшается с течением времени. Последовательные измерения через определенные промежутки времени в то же время показали, что это падение во времени совершается тем скорее, чем выше температура. Особенно наглядно это явление выступает при температурах, близких к оптимальной, и за пределами оптимальной. Приведем для иллюстрации данные двух опытов, из которых один был сделан при $t^{\circ} 8,8^{\circ} \text{C}$ а другой при $t^{\circ} 37,5^{\circ} \text{C}$ с листьями *Prunus Laurocerasus v. rotundifolia*.

От начала опыта	Количество CO ₂ , разлож. в 1 час. на 50 кв. сантиметров листовой площади.	
	при 8,8° C	при 37,5° C
Через 1 час	—	0,0237 грамма.
" 2 "	0,0039 грамма.	0,176 "
" 3 "	—	0,0139 "
" 4 "	0,0039 "	0,0109 "
" 6 "	0,00388 "	—
" 8 "	0,00385 "	—

Из этих цифр видно, что при $t^{\circ} 37,5^{\circ} \text{C}$ энергия фотосинтеза уже через 4 часа падает более, чем вдвое, между тем как при $8,8^{\circ} \text{C}$ это падение едва заметно. Весьма характерно при этом то обстоятельство, что падение энергии фотосинтеза сначала идет очень быстро, а затем замедляется. Основываясь на этих данных опыта,

Блекмэн (1908) приходит к выводу, что максимальную возможную при данной температуре энергию фотосинтеза непосредственно при наших методах исследования измерить нельзя, особенно при высоких температурах. Чтобы уловить в этом случае действительную величину фотосинтеза, необходимо сократить продолжительность опыта до минуты или долей минуты; но даже и в этих условиях мы получим только приближенные величины. Подобные приближенные величины получаются и в опытах более продолжительных, но лишь для более низких температур, при которых падение энергии фотосинтеза вообще совершается медленно.

Зависимость между энергией фотосинтеза и температурой можно, следовательно, определить с известным приближением, если использовать данные, полученные при низких температурах.

Так как опыт показал, что энергия фотосинтеза сравнительно медленно падает при температурах ниже 25°C , то Блекмэн и воспользовался непосредственными измерениями энергии фотосинтеза, произведенными при температурах ниже 25°C . В результате оказалось, что энергия фотосинтеза возрастает вместе с температурой по правилу Вант-Гоффа для темновых реакций, т.-е. она увеличивается в 2—3 раза при повышении температуры на 10°C . Для *Prunus Laurocerasus* температурный коэффициент был найден равным 2,1 и для *Helianthus tuberosus* — 2,5.

Пользуясь этими данными, а также данными о падении энергии фотосинтеза во времени при высоких температурах, Блекмэн определяет истинную энергию фотосинтеза для этих температур чисто графически, таким образом: сначала наносится кривая, изображающая энергию фотосинтеза соответственно температурным коэффициентам, найденным в опыте для температур ниже 25° ; эта кривая продолжается далее до предельной t° для фотосинтеза в предположении, что температурный коэффициент не изменяется и при высоких температурах.

Затем строится система кривых, изображающих падение энергии фотосинтеза во времени для температур выше 25°C ; так как это падение ускоряется вместе с повышением температуры, то полученные в опыте данные служат для построения отдельных кривых для каждой температуры. Эти кривые затем продолжают вверх, и на них откладываются расстояния, представляющие время опыта; полученные таким образом отрезки кривых должны совпасть с основной кривой, и ординаты, проведенные через точки пересечения, будут изображать истинную энергию фотосинтеза до момента его падения.

Сделанное таким образом графическое построение действительно дало ожидаемые результаты: истинная энергия фотосинтеза вполне подчиняется закону Вант-Гоффа (рис. 9).

Вывод этот имеет чрезвычайно важное значение в двух отношениях: во-первых, он дает возможность объяснить сущность оптимальности, которая неизменно обнаруживается во всяких физиологических функциях живого организма по отношению к внешним

привходящим факторам; во-вторых, он проливает некоторый свет и на самый характер химических реакций фотосинтеза.

Тот факт, что энергия фотосинтеза подчиняется закону Вант-Гоффа лишь при относительно низких температурах и что при высоких она быстро падает во времени, ясно указывает на существование некоторого тормоза, действие которого проявляется тем сильнее, чем выше температура.

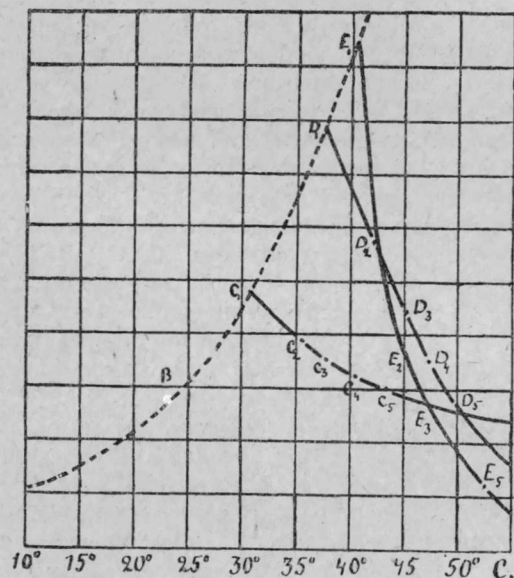


Рис. 9. Кривая энергии фотосинтеза в зависимости от температуры, по Блекмэну. Кривая $C_2 C_3 C_4 C_5$ представляет энергию фотосинтеза при 30°C ; кривая $D_2 D_3 D_4 D_5$ — тоже при 37°C ; кривая $E_2 E_3 E_5$ — при 40°C . Точки C_2, D_2, E_2 получаются прямым измерением энергии фотосинтеза через $2\frac{1}{2}$ часа после начала опыта; точки C_3, C_4, C_5 и т. д. измерением через $3\frac{1}{2}, 4\frac{1}{2}, 5\frac{1}{2}$ часов. Если продолжить кривые влево, то графически можно получить пункты $C_1 D_1 E_1$, которые будут соответствовать энергии фотосинтеза в первый момент действия соответствующей температуры. Кривая $C D E$ и будет представлять истинную зависимость фотосинтеза от температуры выше 25°C .

В настоящее время мы ничего не знаем о природе этого тормоза; быть может, задержка происходит вследствие недостаточно быстрого оттока ассимилятов или же вследствие инактивирования какого-либо фермента, принимающего участие в реакциях фотосинтеза. И в том, и другом случае энергия фотосинтеза, будучи пропорциональной температурному коэффициенту в первый момент, будет

затем уклоняться в сторону падения и будет пропорциональна скорости того вторичного процесса, который играет роль тормоза, например оттоку ассимилятов или же количеству веществ, принимающих участие в реакциях, если это фермент, не выносящий высоких температур.

Становясь на эту точку зрения, мы приходим к выводу, что оптимальность в физиологических функциях не есть выражение специфического устройства физико-химического аппарата организма, а нормальное последствие специфических условий, в которые ставится любой физико-химический процесс, когда он совершается в организме.

Сложность и специфичность условий, одновременное осуществление самых разнообразных химических реакций, так или иначе влияющих друг на друга, являются основной причиной того, что скорость любой отдельной реакции всегда подвергается большему или меньшему ограничению. Это ограничение внешним образом и выражается в наличии установленных в прежней физиологии трех кардинальных пунктов — minimum, optimum, maximum — для каждого внешнего фактора и для каждой физиологической функции.

Попытка Блекмэна внести ясность в понятие об оптимуме для физиологических функций без сомнения вполне своевременна и весьма плодотворна, так как она открывает широкое поле для новых экспериментальных исследований. Нельзя не заметить, однако, что его вывод о полном подчинении энергии фотосинтеза закону Вант-Гоффа недостаточно обоснован с чисто экспериментальной стороны. Для такого широкого обобщения без сомнения необходимы и более многочисленные опыты, и более разнообразные объекты. Уже из тех сравнительно немногочисленных опытов, которые послужили основанием для этого обобщения, выяснилось, что для разных видов растений температурный коэффициент варьирует весьма значительно. Эти вариации в еще более резкой степени обнаружились в наших опытах, которые велись в замкнутой атмосфере, при чем продолжительность каждого отдельного опыта не превышала 15 минут.

Если взять за основание полученное в опытах повышение энергии фотосинтеза при переходе от 20 до 25°C и сделать вычисление ускорения реакции на повышение температуры в 10° , то получаются следующие коэффициенты:

<i>Pinus silvestris</i>	2,9
<i>Tilia parvifolia</i>	2,8
<i>Taxus baccata</i>	2,8
<i>Robinia Pseudacacia</i>	2,7
<i>Abies nobilis</i>	2,4
<i>Betula alba</i>	1,8
<i>Fagus silvatica</i>	1,7
<i>Larix europaea</i>	1,7
<i>Picea excelsa</i>	1,5

Из этих цифр видно, что из 9 видов у 4 температурные коэффициенты ниже 2; явление это, конечно, можно объяснить по Блекмену быстрым падением энергии фотосинтеза во времени, так как температура от 20 до 25°C для указанных 4 видов была, быть может, уже слишком высокой. Гораздо более интересны цифры, полученные для остальных 5 видов, интересны именно потому, что они найдены для относительно высокой температуры. Мы видим, что у сосны, например, коэффициент очень близок к 3; естественно поэтому возникает мысль, не будет ли истинный коэффициент при более низкой температуре выше 3. Что такой случай возможен, на это указывают данные опытов Варбурга, произведенные с водорослью *Chlorella*. Для температурного интервала от 5 до 32°C этот ученый нашел падение температурного коэффициента, который от начальной величины 4,3 уменьшается до 1,6. Здесь весьма характерна первая цифра, так как она указывает, что при осуществлении фотосинтеза в живом организме могут быть отступления от эмпирического выражения правила Вант-Гоффа не только в сторону уменьшения, но также и в сторону увеличения коэффициента. Этот факт естественно наводит на мысль, что на ряду с факторами, тормозящими скорость реакции, в организме присутствуют и факторы, усиливающие эту скорость. Если бы дальнейшие исследования подтвердили эту мысль, то специфичность условий для химических процессов, протекающих в организме, можно было бы рассматривать с точки зрения регуляции. При наличии тормозов и ускорителей, организм получает возможность сообразовать скорость процесса с другими процессами, совершающимися одновременно.

Во всяком случае, как видно из приведенных данных, соотношение между энергией фотосинтеза и температурой весьма сложно, и дальнейший экспериментальный анализ этого вопроса крайне желателен, тем более, что температурные коэффициенты варьируют не только у разных видов, но также, согласно данным наших опытов, и у одного и того же вида в зависимости от стадии развития его листьев.

Высокий температурный коэффициент, обнаруженный Блекменом для фотосинтеза, с другой стороны, ясно показывает, что в этом процессе участвуют также темновые реакции, быть может энзиматического характера. Для чистых фотохимических превращений температурный коэффициент, как известно, чрезвычайно низок — не более 1,1. Если бы фотосинтез целиком слагался из таких реакций, то понятно, что энергия его не могла возрастать в такой пропорции при повышении температуры, как это наблюдается в действительности. И с этой стороны дальнейшее исследование вопроса крайне желательно.

ГЛАВА VI.

Влияние внешних условий на энергию фотосинтеза. — Напряженность света.

5. Свет.

Так как свет является источником энергии в процессе фотосинтеза, то понятно, что этому фактору исследователями было уделено особенно много внимания. При изучении влияния света необходимо отличать две стороны: количественную, т.-е. напряженность световых лучей, и качественную, т.-е. спектральный состав света. Мы начнем наш обзор с влияния напряженности света.

Несмотря на капитальную важность для суждения о механизме фотосинтеза, вопрос о влиянии напряженности света в сущности еще очень мало подвергался детальному систематическому исследованию. Имеющиеся в литературе более старые, правда, довольно многочисленные опыты обнаруживают один общий недостаток, именно отсутствие гарантии, что растение во время опыта не испытывает недостатка со стороны других факторов. На этот пункт впервые обратил внимание Блекмен, который развил представление об ограничивающих факторах. При изучении влияния напряженности света легко получить неправильные данные, если энергия фотосинтеза будет ограничена недостаточным притоком углекислого газа, слишком низкой или слишком высокой температурой. Чтобы определить точно зависимость энергии фотосинтеза от напряженности света, необходимо вести опыты в таких условиях, чтобы скорость процесса не ограничивалась ни недостатком, ни избытком других привходящих факторов. Между тем эта предосторожность далеко не всегда соблюдалась экспериментаторами, да и не могла соблюдаться, так как сложность соотношений между фотосинтезом и привходящими внешними факторами не была еще выяснена.

Первые опытные данные, касающиеся напряженности света, были получены Гарро (1851), который нашел, что зеленые растения разлагают углекислый газ не только в прямом солнечном, но также и в слабом диффузном свете в дождливые дни. Затем следует работа Волкова (1866—67), который работал с водными расте-

ниями методом счета пузырьков газа. Для регулирования напряженности света был сконструирован специальный прибор, при помощи которого были испытаны три ступени напряженности света, из которых самая слабая относилась к самой сильной, как 5:21. Источником света служили прямые лучи солнца, которые проходили через матовое стекло; таким образом, самая сильная напряженность света в опытах Волкова была значительно слабее напряженности прямых лучей солнца. Измерение энергии фотосинтеза показало во всяком случае, что в указанных, сравнительно узких пределах вариаций напряженности, наблюдается прямая пропорциональность между энергией фотосинтеза и напряженностью света. Волков отмечает вместе с тем, что минимальная напряженность освещения, при котором растения начинают выделять пузырьки газа, довольно высока, так как если поместить растение в простенке между двумя ярко освещенными лучами солнца окнами, то выделения пузырьков газа не происходит.

Это указание затем нашло подтверждение в опытах Буссенго, который не мог констатировать поглощения CO_2 у *Prunus Lauro-cerasus* в сумерки, тотчас после захода солнца.

Следующие в хронологическом порядке работы Прянишникова и Фаминцына интересны в том отношении, что ими впервые была отмечена оптимальность в напряженности света. Опыты Прянишникова были сделаны обычным газометрическим методом в замкнутой атмосфере; источником света служили прямые солнечные лучи, и уменьшение напряженности их достигалось пропусканием через светофильтры из обыкновенной писчей бумаги. В результате оказалось, что из пяти опытов в четырех энергия фотосинтеза у *Typha latifolia* была выше в свете солнца, ослабленном фильтром из одного слоя писчей бумаги.

Фаминцын пользовался тем же способом ослабления света фильтрами, но вместо писчей употребляет тонкую папиросную бумагу. Исследования были *Chamaedorea elatior*, *Ch. graminifolia*, *Bambusa arundinacea*, *Elodea canadensis* и *Calamagrostis* sp.

На основании данных своих опытов Фаминцын приходит к вполне определенному выводу, что максимальная энергия фотосинтеза получается лишь при некотором оптимальном освещении, которое соответствует прямым лучам солнца, ослабленным фильтром из одного слоя папиросной бумаги. Исключение составил только *Calamagrostis*, у которого максимальная энергия фотосинтеза была получена при освещении прямыми лучами солнца. Ослабление фотосинтеза при напряженности света выше оптимального Фаминцын объяснял передвижением хлоропластов на боковые стенки клеток.

Следующая работа, Рейнке (1883), интересна в том отношении, что автор впервые попытался изучить влияние напряженности света выше напряженности прямых лучей солнца. Пользуясь чечевицей и помещая растение на разных расстояниях от фокуса, Рейнке исследовал влияние серии напряженностей, начиная от 1/16 и кончая

16/1 полного солнечного освещения. Работа сделана с *Elodea canadensis* методом счета пузырьков газа. В результате оказалось, что выделение пузырьков газа у *Elodea* начинается при силе света, равной 1/16 полного солнечного освещения; затем оно возрастает вместе с увеличением силы света и достигает максимума при напряженности, равной полному дневному освещению. При дальнейшем увеличении силы света скорость выделения пузырьков газа остается стационарной и равной максимальной до тех пор, пока не начнется разрушение хлорофилла. При помещении растения в фокусе чечевицы Рейнке удавалось обесцветить живые хлоропласты *Elodea*. Совершенно такие же результаты были получены Тимирязевым, который пользовался повидимому сходным методом для регулирования силы освещения, и исследовал напряженность света: 1/36, 1/25, 1/16, 1/9, 1/4, 1/2 и 1/1, если принять за единицу полное солнечное освещение.

Энергия фотосинтеза увеличивалась вместе с силою света и, достигнув максимума приблизительно при 1/2 полного солнечного освещения, затем при дальнейшем увеличении напряженности освещение оставалось постоянной. Если графически изобразить результаты опытов, как это сделал Тимирязев, то получается кривая, которая сначала поднимается до некоторого пункта и затем переходит в прямую, параллельную оси абсцисс. Тимирязев отсюда сделал вывод, что эта форма кривой, резко отличная от кривых других физиологических функций, составляет специфическую особенность фотосинтеза.

Максимальная энергия фотосинтеза в опытах Тимирязева получалась при напряженности света, равной приблизительно половине полного солнечного освещения; дальнейшее усиление света уже не вызывало никакого эффекта в смысле увеличения работы листа.

Нельзя не заметить, что в работах Рейнке и Тимирязева интервалы между отдельными ступенями напряженности света слишком велики, чтобы на основании опытных данных действительно можно было построить правильную кривую зависимости энергии фотосинтеза от силы света. Понятно, например, что одинаковые цифры, получаемые для 1/2 и для полного солнечного света, вовсе не могут служить доказательством, что энергия фотосинтеза становится стационарной; при промежуточных напряженностях энергия фотосинтеза может подняться до истинного максимума и затем снова опуститься до величины, равной той, которая получается при силе света, равной 1/2 полного солнечного освещения.

Следующая в хронологическом порядке работа Пантанелли (1903) обнаружила новое затруднение для техники экспериментального исследования. Работая с *Elodea* методом счета пузырьков газа, этот автор нашел, что при одной и той же напряженности света энергия фотосинтеза не остается постоянной, но ослабляется во времени, и ослабление это наступает тем скорее, чем ярче свет. Пантанелли поэтому предлагает отличать максимум работы,

достигаемый в первые моменты времени при ярком освещении, от оптимума, при котором сумма работы за более продолжительный период времени оказывается наибольшей вследствие более медленного падения фотосинтеза во времени.

Мы встречаемся здесь, таким образом, с тем же явлением ослабления работы во времени, которое уже раньше было отмечено при изучении влияния температуры. Пантанелли для объяснения этого явления построил гипотезу об утомляемости хлоропласта, сближая работу его с работой мускула. Блекмэн, как мы видели, не выставил никакой гипотезы; он просто предложил учитывать время работы пластиды в качестве особого фактора.

Не пытаясь построить кривую энергии фотосинтеза в зависимости от силы света, Пантанелли, однако, указывает, что оптимальное освещение для различных видов растений различно: для *Elodea* оно находится в границах между 1/4 и 4/1 полного солнечного освещения, для *Zanichellia* и *Ceratophyllum* между 1/4 и 1/1, и для *Potamogeton crispus* оно равно 1/1.

Работой Пантанелли в сущности и заканчивается первый период исследований, можно сказать, разведочного характера, — исследований, в которых не принималось в расчет дыхание. Из полученных таким образом данных во всяком случае видно, что дальнейшие исследования должны считаться с тремя главными ступенями в напряженности света: начальной, когда фотосинтез только начнет осуществляться, средней, когда он протекает нормально, и высокой, когда происходит замедление и ослабление работы пластиды.

Из опытов первого периода начало фотосинтеза, — точнее, та его степень, при которой выделение кислорода превосходит поглощение этого газа вследствие дыхания, — было отмечено Фаминциным при напряженности 100 свечеметров. Это — наименьшая напряженность, при которой был констатирован фотосинтез; в опытах Рейнке и Тимирязева начальная напряженность света была около 3.000 свечеметров.

Крейслер впервые попытался определить начальную напряженность света для фотосинтеза с учетом дыхания. Его метод пропускания тока газа, однако, был мало пригоден для этой цели, так как он требовал поглощения большого количества углекислого газа растением. Во всяком случае интересно отметить, что у *Prunus Laurocerasus*, по данным Крейслера, при силе света в 1000 свечей на расстоянии 1 метра энергия разложения CO_2 почти одинакова с энергией выделения этого газа вследствие дыхания; но уже на расстоянии 0,5 метра фотосинтез обнаруживает значительное преобладание, тогда как у *Urtica dioica* разложение CO_2 было слабее выделения этого газа даже на расстоянии 0,4 метра от лампы.

Следующая попытка определения начальной напряженности света для фотосинтеза была предпринята нами, при чем главной целью опытов было не определение абсолютной величины этой напряженности, а сравнение теневых и светолюбивых растений. Опыты велись в замкнутой атмосфере с учетом дыхания. Источником

света служила газовая лампа Ауэра, снабженная регулятором для выравнивания давления газа. Лампа помещалась в деревянном ящике, в одной из стенок которого было вделано матовое стекло, которое и освещалось лампой.

При помощи специальной диафрагмы освещенная поверхность стекла могла быть увеличена или уменьшена в пределах от 1 до 100 кв. см. Перед стеклом помещалась большая, плоско-выпуклая чечевица (20 см в диаметре), при помощи которой получался пучок параллельных лучей. Изменяя величину освещенной площади матового стекла, можно было получить серии различных напряженностей света.

Опыты были сделаны при $t^{\circ} 19-25^{\circ} C$ и содержании CO_2 от 4,36% до 7,45%. Величина энергии фотосинтеза определялась из разности в количестве CO_2 в пробирках затененных, где растения только дышали, и в пробирках освещенных, где могло происходить поглощение этого газа. Исследованы были в качестве тенелюбивых растений: *Abies nobilis*, *Taxus baccata*, *Tilia parvifolia* и *Fagus silvatica*, и в качестве светолюбивых — *Pinus silvestris*, *Betula alba*, *Larix europaea* и *Robinia Pseudacacia*.

Если принять за единицу напряженность света, получаемую от 1 кв. см площади освещенного матового стекла, то из данных многочисленных опытов ход фотосинтеза в зависимости от силы света выразится следующими средними цифрами:

Напряженность света.	Количество поглощенного CO_2 в куб. сантиметрах на 1 грамм листьев в 1 час.							
	Fagus.	Taxus.	Abies.	Tilia.	Pinus.	Betula.	Larix.	Robinia.
2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4	0,051	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9	0,066	0,045	0,027	0,039	0,0	0,0	0,0	0,0
25	0,089	0,047	0,043	0,061	0,0	0,0	0,0	0,0
49	0,094	0,062	—	—	0,027	0,021	0,0	0,0
64	—	—	—	—	—	0,031	0,0	0,0
100	0,116	0,072	—	—	0,029	0,050	0,159	0,099

Из этих цифр ясно видно, что фотосинтез вовсе не начинается вместе с освещением, как это теоретически допускал Тимирязев и другие авторы.

Напротив, для этого процесса существует известный порог, известная предельная минимальная напряженность света; если абсолютная напряженность освещения ниже этого предела, то как бы долго оно ни продолжалось, никакого разложения CO_2 не происходит.

Так как, согласно современным воззрениям, для каждой фотохимической реакции существует порог напряженности света, ниже которого реакция не происходит, как бы долго освещение ни продолжалось, то полученные нами опытные данные имеют большое теоретическое значение. Они показывают, что фотосинтез действительно начинается с чисто фотохимических реакций.

Мы видим далее, что тенелюбивые растения начинают работу при более слабой напряженности света, чем растения светолубивые; о причинах этого явления мы, однако, будем говорить позже. Теперь же обратим внимание на то, что начало фотосинтеза, когда напряженность света достигнет необходимой величины, характеризуется как бы вспышкой; энергия фотосинтеза сразу достигает некоторой значительной величины и затем она возрастает вместе с силой света, но не пропорционально, а сравнительно очень медленно. Вспышка, которой характеризуется начало фотосинтеза, точно так же является отличительным признаком чисто фотохимических реакций. Что касается последующего, очень медленного возрастания энергии фотосинтеза при усилении света в наших опытах, то явление это легко объяснить, если принять во внимание, что при одностороннем очень слабом освещении свет проникал в ткань листа лишь на некоторую глубину, которая постепенно и возрастала вместе с увеличением силы освещения.

Дело в том, что даже при максимуме силы света, которую давал наш прибор, энергия фотосинтеза по количеству поглощенного углекислого газа была слабее дыхания. Чтобы получить истинную зависимость энергии фотосинтеза от силы света при таком слабом освещении, необходимо было освещать листья с двух сторон. Но это не входило в задачу наших опытов.

Полученные нами результаты были затем подтверждены А. Рихтером, который нашел, что начальная напряженность света для фотосинтеза равна около 20 свечетров. К сожалению, автор, пользуясь методом светящихся бактерий, не учитывал дыхания; таким образом, истинная начальная сила света должна быть ниже 20 свечетров.

Внимание экспериментаторов сосредоточилось, однако, главным образом на той средней напряженности света, при которой поглощение углекислого газа более или менее значительно превосходит его выделение вследствие дыхания. Но и в новейших исследованиях вопрос о количественном соотношении между силой света и энергией фотосинтеза далеко еще не выяснен. Общий вывод, который можно сделать на основании опытных данных Варбурга и Гардера (1921) можно формулировать таким образом: при оптимальной температуре и оптимальном содержании углекислого газа энергия фотосинтеза почти пропорциональна напряженности света, когда напряженность сравнительно слаба; затем возрастание энергии фотосинтеза все более и более отстает от увеличения силы света и приближается к некоторой постоянной величине. Приведем для

иллюстрации данные Гардера, полученные для *Fontinalis* при 23,4—24°C.

Напряженность света в свечет- рах.	Количество кисло- рода, поглощенного в дыхании в 1 час.	Количество кисло- рода, выделенного в фотосинтезе.
667	0,57	1,156
2000	0,53	3,300
6000	0,56	7,008
18000	0,54	9,880
36000	0,50	11,74

Из этих цифр видно, что лишь при переходе от силы света в 667 свечей к 2000 энергия фотосинтеза почти пропорциональна напряженности света; при дальнейшем усилении света энергия фотосинтеза возрастает все в более и более слабой степени. Что касается приближения к некоторой постоянной величине, то оно хорошо иллюстрируется следующими данными другого опыта Гардера, относящимися к тому же *Fontinalis*.

Свечетры	11 тыс.	18 тыс.	27 тыс.	33 тыс.	39 тыс.
Количество выделенного O ₂ в 1 час	9,75	10,97	11,37	11,47	11,51

Если представить эти данные графически, то мы увидим, что начиная с напряженности света, равной 27 тысячам свечетров, кривая становится почти параллельной оси абсцисс. Это как раз соответствует тому результату, который был получен в опытах Рейнке и Тимирязева при очень крупных интервалах в напряженности света.

Подобного характера кривая, однако, по мнению Блекмена, как раз и указывает, что в данном случае происходит ограничение энергии фотосинтеза каким-либо фактором, которого недостает. Так как, однако, в опытах Гардера содержание CO₂ и температура были оптимальны, то можно допустить, что здесь достигался предел работоспособности хлорофиллоносного аппарата растения. При всех благоприятных условиях пластида *Fontinalis* не может в сколь угодно значительной степени увеличить свою работу, так как такое увеличение выходит за рамки максимальной ее работоспособности.

Помимо такого естественного ограничения фотосинтеза, определяемого предельной работоспособностью пластиды, ограничение может произойти и вследствие недостатка одного из привходящих факторов. По мнению Блекмена, впервые подвергнувшего этот вопрос экспериментальной разработке, кривая энергии фотосинтеза сначала поднимается до некоторого пункта, а затем делает резкий перелом и переходит в прямую, параллельную оси абсцисс. Так, например, если ограничивающим фактором является недостаточное количество

углекислого газа, то энергия фотосинтеза, достигнув возможной максимальной для данного количества этого газа величины, затем становится постоянной, несмотря на дальнейшее увеличение силы света и повышение температуры. То же самое явление наблюдается, если ограничивающим фактором будет температура или напряженность света. Так как в процессе фотосинтеза принимают участие несколько факторов, то в конце концов энергия его будет прямо пропорциональна количеству того фактора, в котором обнаруживается недостаток.

Вывод этот вполне совпадает с известным законом минимума, сформулированным Либихом для зольных элементов. Согласно этому закону, урожай или продукция сухого вещества прямо пропорциональны количеству того из зольных элементов, который находится в минимуме. Позднейшие исследования Митчерлиха и Бауле внесли математическую поправку в формулировку этого закона, которая вместо простой пропорциональности устанавливает другое количественное соотношение; но общий характер зависимости от этого не меняется, так как элемент, находящийся в минимуме, является единственным ограничивающим фактором продукции, и количества других элементов соотношения не меняют.

Иначе обстоит дело с фотосинтезом. Гардер, предпринявший специальные критические опыты для проверки теории Блекмена, находит, во-первых, что в случае недостатка одного из факторов кривая энергии фотосинтеза вовсе не делает крутого перелома, как думал Блекмен, а, напротив, правильно загибается и не теряет характера кривой, хотя и приближается постепенно к прямой, параллельной оси абсцисс. Ошибка Блекмена заключалась в том, что он определил слишком мало пунктов и не уловил истинного характера кривой. Отсюда Гардер делает вывод, что в фотосинтезе факторы оказывают смешанное влияние, которое особенно хорошо обнаруживается, если попытаться определить ход фотосинтеза при различных комбинациях света и концентрации CO_2 .

Приведем для иллюстрации данные, относящиеся к *Fontinalis*. Энергия выделения кислорода выражена в условных единицах.

Энергия фотосинтеза при вариациях двух факторов:

$KHCO_3$	Сила света в свечеметрах.					
	167	667	2000	6000	18000	36000
0,01% . . .	0,12	0,41	0,75	0,90	1,06	1,07
0,04% . . .	0,26	0,91	2,24	3,45	4,70	—
0,16% . . .	—	1,10	3,45	6,40	11,35	—
0,32% . . .	—	1,23	4,70	8,60	15,20	16,64

Из этих цифр совершенно ясно выступает взаимное влияние факторов. Возьмем, например, переход от концентрации бикарбоната от 0,01% до 0,04%; при очень слабом свете в 167 свечей энергия фотосинтеза возрастает вдвое, при свете в 2.000 свечей — втрое, при свете в 18.000 свечей — более, чем в четыре раза.

То же самое наблюдается и в отношении силы света. Так, например, при переходе от 667 свечей к 2000 энергия фотосинтеза возрастает немного менее, чем в два раза, при концентрации бикарбоната в 0,01%; при концентрации 0,04% она возрастает уже более чем в два раза; при концентрации 0,16% — более, чем в три раза.

Мы видим, таким образом, что эффект действия каждого отдельного фактора непостоянен; он возрастает, когда количество или напряженность другого фактора также возрастает.

Отсюда ясно, что процесс фотосинтеза не укладывается в схему закона минимума Либиха; подчеркивая это обстоятельство, Гардер, однако, несмотря на обширный опытный материал, все же воздерживается от построения новой математической формулы, при помощи которой можно было бы выразить соотношение между энергией фотосинтеза и количеством или напряженностью приводящих внешних факторов.

В работе Гардера были исследованы только вариации в силе света и концентрации углекислого газа. Совершенно такого же характера соотношение ранее было отмечено нами при разных комбинациях силы света и температуры. Как уже замечено выше, наша работа имела главной целью сравнение энергии фотосинтеза у тенелюбивых и светлюбивых растений при различных напряженностях света и разных температурах. После того как было установлено, что фотосинтез начинается лишь после того как напряженность света достигнет необходимой минимальной величины, и что этот предел для разных видов различен, мы решили исследовать влияние комбинаций из разных степеней высокой напряженности света и разной, но сравнительно высокой температуры. Применяясь к природным условиям, мы избрали три степени напряженности света, которые получаются, когда полуденные лучи солнца падают параллельно пластинке листа, наклонно под углом в 45° и перпендикулярно к ней. Для каждой из этих напряженностей света была измерена энергия фотосинтеза при температурах 20°, 25°, 30°, 35° и 38°.

Опыты велись в замкнутой атмосфере, при чем продолжительность каждого отдельного опыта не превышала 15 минут.

Приведем для иллюстрации некоторые из полученных таким образом данных. (См. таблицу на стр. 94).

Из этих цифр видно, что когда лист освещается параллельными лучами солнца, что соответствует яркому диффузному дневному свету, напряженность света находится в минимуме. При переходе к следующей ступени в напряженности света, именно к освещению наклонными лучами солнца, у *Robinia Pseudacacia* энергия фотосинтеза при t° 20° С возрастает почти в два раза, тогда как

Энергия фотосинтеза при вариациях света и температуры:

Название растений.	Температура.	Объемы CO_2 , разлож. 1 грамм листьев в 1 час в куб. см.		
		Лучи солнца параллельные.	Лучи солнца под углом 45.	Лучи солнца перпендикулярные.
<i>Robinia Pseud-acacia.</i>	20°	5,50	9,42	13,76
	25°	6,27	15,64	16,51
	30°	7,04	17,28	19,97
	35°	7,48	19,01	21,18
	38°	8,10	17,22	20,50
<i>Betula alba.</i>	20°	4,08	8,12	8,48
	25°	4,53	10,40	11,25
	30°	5,76	7,44	8,54
	35°	6,23	6,70	7,30
	38°	6,22	6,02	5,85

при $t^{\circ} 25^{\circ} C$ — более, чем в два раза. Совершенно такое же соотношение наблюдается и для *Betula alba* для тех же комбинаций света и температуры. Действие света таким образом усиливается при повышении температуры. С другой стороны, и действие температуры, т.-е. повышение ее с 20 до $25^{\circ} C$, вызывает больший эффект при наклонных лучах солнца, чем при параллельных. Как видим, результат совершенно тождественный с тем, который был получен Гардером для разных комбинаций света и концентрации углекислого газа.

Основываясь на этих данных, мы можем формулировать следующий общий вывод: сила света, концентрация углекислого газа и температура в фотосинтезе влияют совместно и взаимно, именно, при увеличении количества одного фактора его действие неодинаково при разных количествах других; оно тем сильнее, чем выше напряженность или количество остальных двух факторов.

Последняя фраза формулировки, однако, вполне отвечает действительно наблюдаемым фактам лишь в пределах оптимальности. За этими пределами начинается торможение энергии фотосинтеза. Мы видели выше, что торможение это наблюдается как при высоких концентрациях углекислого газа, так и при повышенной температуре. Но то же самое происходит и при усилении света. Уже из опытов Прянишникова, Фаминцына и Пантанелли с достаточной определенностью выяснилось, что для фотосинтеза существует оптимальная напряженность света.

Произведенные нами более подробные исследования показали, что положение этого оптимума определяется температурой. Уже из цифр приведенной выше таблицы мы видим, что максимальная энергия фотосинтеза достигается у *Robinia Pseudacacia* при 35° и перпендикулярных лучах солнца, тогда как у *Betula alba* — при той же силе света, но при $t^{\circ} 25^{\circ} C$; при $t^{\circ} 38^{\circ}$ оптимум освещения уже переходит для этого второго растения к лучам солнца, параллельным пластинке листа.

Нельзя не заметить, однако, что оба эти растения принадлежат к категории светолюбивых, для которых оптимальное освещение вообще стоит близко к напряженности прямых лучей солнца. Гораздо рельефнее передвижение оптимального пункта в зависимости от температуры обнаруживается у растений тенелюбивых, для которых оптимальное освещение вообще слабее полного дневного света. Приведем для иллюстрации некоторые данные наших опытов.

Энергия фотосинтеза при вариациях света и температуры у растений тенелюбивых.

Названия растений.	Температура.	Объемы CO_2 , разлож. 1 грамм листьев в 1 час в куб. см.		
		Лучи солнца параллельные.	Лучи солнца наклонные.	Лучи солнца перпендикулярные.
<i>Picea excelsa.</i>	20°	—	4,46	4,79
	25°	—	5,51	5,04
	30°	—	6,14	5,28
	35°	—	7,32	6,50
	38°	—	3,37	2,00
<i>Taxus baccata.</i>	20°	—	3,23	4,29
	25°	—	5,37	4,89
	30°	—	5,61	4,88
	35°	—	3,22	2,35
	38°	—	2,70	1,92
<i>Tilia parvifolia</i>	20°	4,80	—	12,49
	25°	8,05	10,22	8,73
	30°	8,99	12,42	8,01
	35°	11,20	6,09	4,47
	38°	12,88	3,20	1,02

Из этих цифр видно, что при $t^{\circ} 20^{\circ}$ наибольшая энергия фотосинтеза получается при самой сильной из наших трех ступеней напряженности. При повышении температуры от 25° до 38° для *Picea* и *Taxus*

уже ясно обозначается оптимум освещения, соответствующий косым лучам солнца; дальнейшее увеличение силы света вызывает падение энергии фотосинтеза и тем более резкое, чем выше температура. Для *Tilia* оптимум освещения совпадает с наклонными лучами солнца лишь при температуре 25—30°; при t° 35—38° он передвигается к более слабой напряженности, соответствующей яркому диффузному свету. По этой причине для *Tilia* оптимум температуры лежит около 38° при освещении параллельными лучами солнца; при освещении косыми лучами он передвигается к 30°, а при освещении перпендикулярными — к 20°.

Отсюда мы можем сделать вывод, что совместное и взаимное влияние факторов наблюдается и за пределами оптимальности.

Здесь оно выражается в усилении торможения; ослабление энергии фотосинтеза, вызываемое одним фактором, усиливается, когда напряженность или количество другого возрастает.

Отсюда понятно, что максимальная энергия фотосинтеза для данного растения может быть получена при различных комбинациях факторов. Так, например, для *Tilia*, как видно из данных таблицы, она может быть получена либо сочетанием параллельных лучей солнца и 38° С температуры, либо при 30° С температуры и косых лучах солнца, либо, наконец, при 20° С и освещении перпендикулярными лучами солнца. Отсюда ясно, что в известных пределах свет и температура могут замещать друг друга; одно и то же усиление фотосинтеза может быть достигнуто либо усилением света, либо повышением температуры. Такая же возможность замещения одного фактора другим наблюдается, согласно данным Гарднера, также между светом и концентрацией CO_2 .

Таким образом, ни старое представление об оптимальном для каждого фактора неподвижном пункте, ни схема, данная Блекмэном, не охватывают всей той сложности соотношений, которые наблюдаются в действительности между энергией фотосинтеза и главнейшими внешними факторами. Точное математическое выражение этих соотношений является задачей будущих более детальных исследований. Имеющийся опытный материал во всяком случае весьма ясно говорит за то, что ограничение энергии фотосинтеза может происходить не только вследствие недостатка, но также и вследствие избытка в количестве или напряженности одного из приводящих факторов.

Для достижения максимальной работы необходимо определенное гармоничное соотношение между всеми приводящими факторами; всякое отклонение каждого из факторов в сторону недостатка или избытка понижает продуктивность действия остальных факторов, а с нею и продуктивность работы пластиды, как физико-химического аппарата.

Будущим исследованиям предстоит задача математического выражения для гармоничного соотношения факторов фотосинтеза; но уже теперь можно сказать, что в нем опять воскресает понятие об оптимуме, с тем только отличием, что оптимальный пункт опреде-

ляется не для каждого отдельного фактора, а для всех трех одновременно.

Если в простой химической реакции наличие оптимума для температуры может служить лишь указанием, что одновременно протекает другой процесс, тормозящий ее скорость, то в сложной цепи реакций фотосинтеза оптимум имеет иное значение; при наличии серии реакций конечный эффект работы будет зависеть от определенного соотношения между скоростями отдельных реакций, из которых каждая может представить свои особенности в отношении к различным внешним факторам. Поэтому оптимальным будет то сочетание в количестве факторов, которое обеспечит наиболее выгодные скорости в течении отдельных реакций, слагающих процесс в его целом. В этом смысле старое понятие оптимума по отношению к внешним факторам не теряет своей силы и в настоящее время, по крайней мере для фотосинтеза.

Во всяком случае попытка Блекмэна подвергнуть это понятие экспериментальному анализу чрезвычайно плодотворна; она дала возможность выяснить с достаточной определенностью, что процесс фотосинтеза складывается не только из одних фотохимических превращений с низким температурным коэффициентом, но также и из темновых реакций, для которых приложимо правило Вант-Гоффа.

При таком представлении весьма важно выяснить характер действия прерывистого освещения, которое должно оказать определенное влияние, если световые и темновые реакции сменяют друг друга во времени.

Еще Буссэног отметил, что фотосинтез начинается моментально вместе с освещением и моментально же прекращается вместе с затемнением. Впоследствии это положение неоднократно подтверждалось авторами, работавшими методом счета пузырьков газа.

Чтобы констатировать, однако, возможное последствие, необходимо было применить метод, который позволял бы учитывать очень короткие промежутки времени. Проще всего это достигается приспособлением в виде вращающегося круга с вырезами, поставленного между растением и источником света. Варьируя скорость вращения круга, можно сокращать по желанию промежутки затемнения и освещения. Если последствие света существует, то общая сумма работы при прерывистом освещении должна быть больше на одно и то же абсолютное количество света, чем при освещении непрерывном.

Броун и Эскомб, применившие этот метод, не нашли, однако, никакого различия. Напротив, А. Рихтер нашел, что при прерывистом освещении энергия фотосинтеза выше, чем при непрерывном, если напряженность света сравнительно высока.

Если же листья, пользующиеся непрерывным освещением, установить на более далекое расстояние от электрической лампы, с таким расчетом, чтобы они получали одинаковое количество света, хотя бы и меньшей напряженности, с листьями прерывисто освещаемыми

то в таком случае наблюдается обратный эффект: листья прерывисто освещаемые работают несколько менее интенсивно.

А. Рихтер объясняет этот результат тормозящим действием света высокой напряженности, которое могло выразиться в перегревании пластид; при прерывистом освещении действие этого тормоза ослабляется и, таким образом, достигается более высокая продуктивность фотосинтеза.

Во второй серии опытов, когда листья, непрерывно освещаемые, получали более слабый свет, действие перегрева также исключалось или ослаблялось; поэтому работа этих листьев была одинакова или даже несколько более энергична, чем листьев, прерывисто освещаемых сильным светом.

Основываясь на данных своих опытов, А. Рихтер приходит к выводу, что в действительности никакого последствия света в фотосинтезе нет. Нельзя не заметить, однако, что работа А. Рихтера носит разведочный характер. Так как в фотосинтезе без сомнения играет большую роль не только абсолютное количество света, но также и его напряженность, то проще было бы изучить влияние прерывистого освещения при различных напряженностях. Как раз по этому плану сделаны опыты Варбурга, который нашел, что прерывистое освещение усиливает энергию фотосинтеза; усиление это тем больше, чем быстрее смена освещения и затемнения. Так, например, если свет и тень сменяют друг друга 8000 раз в минуту, то усиление энергии фотосинтеза достигает 100%; при смене в 4 раза в минуту оно не превышает 10%.

Такой эффект наблюдается, однако, только при ярком свете; наоборот, при слабом свете прерывистое освещение не вызывает увеличения энергии фотосинтеза. Варбург приходит к выводу, что при затемнении происходит подготовка пластиды, которая дает возможность лучше использовать свет в период освещения. Результаты опытов, однако, могут быть истолкованы и в смысле светового последствия. Если представить себе, что фотосинтез складывается из серии последовательных световых и темновых реакций, то скорость процесса, очевидно, будет определяться скоростью вторичных темновых реакций, протекающих более медленно, чем световые. В таком случае понятно, что при прерывистом освещении должно получиться более экономное использование света, и полный эффект должен быть тем выше, чем ярче свет.

В общем, как мы видим, соотношение между напряженностью света и энергией фотосинтеза весьма сложно. Имеющийся опытный материал только раскрывает перед нами эту сложность. Необходимы дальнейшие более систематические и более детальные исследования, чтобы выяснить различные стороны действия света различной напряженности и чтобы дать математическое выражение его работе.

ГЛАВА VII.

Влияние внешних факторов на фотосинтез. Спектральный состав света. Влияние других внешних агентов.

При изучении влияния света на фотосинтез, больше всего привлекал внимание экспериментаторов вопрос о влиянии тучей различной длины волны. Зеленый цвет фотосинтезирующих органов растения и связанное с ним избирательное поглощение света естественно толкали мысль исследователей в эту область. Экспериментальное исследование вопроса началось рано, когда физика солнечного спектра была слабо разработана и когда о механизме фотохимических процессов почти ничего не было известно. Это обстоятельство не могло не отразиться на методике опытов самым неблагоприятным образом, и потому неудивительно, что первый 40-летний период экспериментирования оказался почти бесплодным.

Нельзя не заметить, что даже и в настоящее время изучение влияния монохроматического света на процесс фотосинтеза является одной из трудных задач с чисто технической стороны. Главная трудность лежит в том, чтобы из смешанного пучка лучей выделить в чистом виде определенную их группу достаточно высокой напряженности и эту напряженность точно измерить.

Проще всего было бы, конечно, работая методом пропускания тока газа через камеру с листом, помещать эту камеру в различные участки нормального дифракционного спектра и затем измерять энергию фотосинтеза. Пользуясь солнечным светом и зная распределение энергии в спектре, нетрудно было бы таким образом построить кривую энергии фотосинтеза в зависимости от длины волны луча. Но для успешной работы по этому способу необходим очень растянутый и очень яркий спектр, получение которого затруднительно даже при современной физической технике.

С тем же затруднением экспериментатор встречается и при пользовании призматическим спектром. Чистота спектра здесь зависит от ширины щели, через которую пучок спектра падает на призму.

Чистый спектр получается только при очень узкой щели; но яркость такого спектра слишком слаба для успешной работы с фотосинтезом. Расширяя щель, чтобы усилить яркость спектра, мы в то же время вызываем смешение лучей различной длины волны.

Призматический спектр, кроме того, имеет еще и то неудобство, что в нем дисперсия лучей увеличивается к фиолетовому концу и потому одинаковые по линейным размерам участки неравноценны, а поправку на эту неравноценность в количестве энергии ввести нелегко.

Следующий, в практическом отношении очень удобный метод заключается в применении цветных светофильтров в виде цветных стекол, цветных растворов или желатиновых, пропитанных красками пластинок. Общий недостаток фильтров сводится к тому, что выделяемые ими участки спектра не резко отграничены, так как полосы поглощения цветных тел имеют нерезкие границы. Затем нелегко подобрать такую серию фильтров, которая позволяла бы отрезать последовательные и равные участки спектра.

Весьма существенным недостатком светофильтров является также и то обстоятельство, что ими в сущности не достигается полного исключения нежелательных групп лучей, а лишь ограничение их количества. Так как действие фильтров основано на неравномерном поглощении цветных лучей, то понятно, что густота тона фильтра должна находиться в определенном соотношении с напряженностью падающего белого света. Для полного исключения сильно поглощаемых фильтром лучей, например при дневном солнечном свете, необходимо применять очень густой тон, т.е. высокую концентрацию красящего вещества; но такой фильтр вообще будет пропускать мало света вследствие значительного поглощения пропускаемой группы лучей, особенно если она составляет лишь небольшой участок спектра и действительно приближается к монохроматичной.

В общем все существующие методы выделения отдельных участков спектра неудовлетворительны в том отношении, что при достаточной чистоте отрезаемого участка напряженность цветного света оказывается слишком слабой. Поэтому единственным практическим выходом является концентрация выделенного пучка лучей при помощи собирательной линзы.

Этот метод концентрации был использован Рейнке, который построил специальный прибор, названный спектрофором.

Получаемый обычным способом при помощи гелиостата и призмы спектр отбрасывается на диафрагму, при помощи которой можно отрезать любой участок цветных лучей; выделенная группа лучей проходит через отверстие диафрагмы, падает на собирательную линзу и концентрируется последней. Это принцип устройства простого спектрофора. В сложном спектрофоре вместо диафрагмы и собирательной линзы вставлена серия плоско-цилиндрических линз, из которых каждая служит для концентрации определенного участка спектра. Благодаря этому приспособлению является возможность использовать для опыта разные участки спектра одновременно. (См. рис. 10.)

Спектрофор Рейнке, однако, не нашел широкого применения, отчасти, быть может, потому, что достигаемая им концентрация лучей все же недостаточно сильна для газометрических опытов. В

конце концов нельзя не признать, что все работы, сделанные с цветными пучками лучей, сделаны либо при очень слабой напряженности света, когда лучи были действительно монохроматичны, либо свет был недостаточно монохроматичен, когда его напряженность была достаточно велика.

Но даже и в этом последнем случае напряженность цветного света была значительно слабее напряженности прямых лучей солнца. Это обстоятельство следует иметь в виду при оценке результатов исследований.

Первый, кто сделал попытку определить влияние цветного света на растение, был Сенебье, который пользовался жидкими светофильтрами и для этой цели изобрел стеклянные колокола с

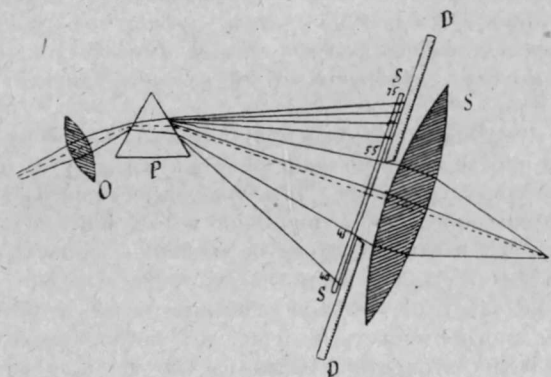


Рис. 10. Простой спектрофор Рейнке (схема). Лучи света проходят через чечевицу *O* и попадают на призму *P*, которая и разлагает свет, давая спектр на пластинке *SS*. При помощи диафрагмы *DD* выделяется желаемый участок спектра, лучи которого затем концентрируются линзой *S*.

двойными стеклами; эти колокола под названием колоколов Сенебье нашли затем широкое применение в физиологической практике.

Тем же методом светофильтров пользовался Добени (1836), который пытался учесть энергию фотосинтеза в различных лучах спектра. Добени пришел к выводу, что энергия разложения углекислого газа в спектре пропорциональна яркости лучей. Несмотря на примитивность методики, работа Добени ценна в том отношении, что ею была доказана способность производить химическое действие для лучей менее преломляемой половины спектра.

Более подробное исследование затем было произведено Дрэпером (1844), который применял как цветные светофильтры, так и призматический спектр. Подобно Добени, Дрэпер также измерял выделение газа листьями сухопутных растений, погруженными в воду. Само собою разумеется, что при такой постановке опытов

создавались совершенно ненормальные условия для фотосинтетической работы листьев.

Максимальную энергию фотосинтеза Дрэпер нашел в желтых лучах, как и работавший несколько позже его Хент (1847).

Ничего нового в смысле изменения этого общего положения не принесли произведенные позже работы Клоэца и Грасиоле (1856) и Сакса (1864). Применяя метод светофильтров и разделяя при помощи растворов двуххромокислого калия и аммиачной окиси меди спектр на две половины, Сакс пришел к выводу, что фотосинтез осуществляется за фильтром из двуххромокислого калия, в лучах, которые не действуют на фотографическую пластинку; напротив, за синим фильтром, за которым очень энергично шло почернение фотографической бумаги, разложение углекислого газа было очень слабо. Отсюда Сакс сделал вывод, что различные химические процессы осуществляются и различными лучами, вследствие чего по разложению серебряных солей нельзя судить о действии лучей на растение.

Вывод этот был подтвержден Волковым (1866), который одновременно определял химическое действие красных и синих лучей на серебряные соли и растение. Пользуясь цветными стеклами и применяя газометрический эвдиометрический метод, Калльете (1867) показал затем, что в зеленых лучах не только не происходит разложения углекислого газа, но, напротив, растение выделяет его.

Нельзя не заметить, что все названные выше авторы, выделяя тем или иным способом цветные лучи, не могли измерять их напряженности. Недостаток этот сознавался, но не было еще выработано способов количественного определения монохроматического света. В 1869 г. Приллье предложил уравнивать густоту светофильтров на глаз, предполагая, что таким образом будет уравнена и напряженность цветных лучей, проходящих через фильтры. Способ этот, как теперь точно известно, совершенно не пригоден, и потому неудивительно, что Приллье получил в своих опытах одинаковую энергию фотосинтеза за красным, зеленым и синим фильтрами.

Положение, что максимум фотосинтеза приходится на самые яркие желтые лучи, получило окончательное подтверждение в работе Пфеффера, появившейся в 1871 г. Пфеффер очень тщательно исследовал спектральный состав света, проходившего через примененные им цветные фильтры, и измерял энергию фотосинтеза как счетом пузырьков газа, так и газометрическим методом.

Приведем для иллюстрации относительные величины энергии фотосинтеза, полученные Пфеффером, обоими методами.

Энергия фотосинтеза.

	По счету пузырьков газа	По газометрическим определениям
Лучи красные и оранжевые	44,6	32,1
„ желтые	37,9	46,1
„ зеленые	12,1	15,0
„ сине-фиолетовые	19,2	7,6

Принимая, что газометрический метод дает более точные результаты, Пфеффер высказался в том смысле, что кривая разложения углекислого газа в спектре совпадает с кривой зрительного впечатления на глаз человека и что, следовательно, максимум энергии фотосинтеза получается в желтых лучах.

Но еще за два года до появления работы Пфеффера опубликовал небольшую заметку Тимирязев (1869), в которой он доказывал, что максимум разложения углекислого газа приходится на красные лучи спектра.

Так как реакция разложения углекислого газа есть реакция эндотермическая, то Тимирязев предполагал, что она должна осуществляться в лучах с максимальным тепловым эффектом, какими в то время считались крайние красные лучи спектра.

Затем в 1871—72 гг. в двух статьях физик Ломмель напомнил, что по законам физики действующими лучами в фотохимической реакции являются лучи поглощаемые и что, следовательно, разложение углекислого газа должно совершаться в тех лучах, которые поглощаются зелеными частями растений и в частности хлорофиллом.

Мысль эта нашла горячих сторонников в лице Мюллера (1872 и 1876) и Тимирязева (1875). Пользуясь призматическим спектром, Мюллер впервые точными опытами показал, что максимум энергии фотосинтеза действительно приходится на лучи красные, между фраунгоферовыми линиями *B* и *C*, особенно энергично поглощаемые хлорофиллом.

Приведем для иллюстрации данные одного из опытов Мюллера.

Участки спектра.	<i>A</i>	<i>B—C</i>	<i>C—D</i>	<i>D</i>	<i>D—E</i>	<i>E</i>	<i>E—F</i>	<i>F</i>
Количество выделенного кислорода . . .	16,01	24,73	13,10	13,39	7,69	— 0,51	— 1,28	— 3,69

Из этих данных видно, что максимальное выделение кислорода приходится на красные лучи, между линиями *B* и *C*, что соответствует первой полосе поглощения хлорофилла. Затем энергия фотосинтеза быстро падает и, начиная от линии *E*, она становится настолько слабой, что выделение кислорода не покрывает поглощения его вследствие дыхания.

Затем Тимирязев опубликовал весьма обстоятельную работу, в которой он дал кривую энергии фотосинтеза в спектре, при чем максимум действительно оказался в лучах, отвечающих первой полосе поглощения хлорофилла. Для опытов был использован призматический спектр, при чем были введены поправки на разность в дисперсии лучей разной длины волны (рис. 11).

Так как Пфеффер продолжал отстаивать свою прежнюю точку зрения и подкрепил ее новой серией опытов (1873), то в результате возникла полемика, и мнения разделились. Чтобы придать своим воззрениям еще большую доказательность, Тимирязев отпечатал на листе гортензии (*Hydrangea*) амилограмму, отбросив на предварительно обескрахмаленный лист призматический спектр. После обработки иодом, на листе резко выделилась полоса крахмала, по своему положению отвечающая первой полосе поглощения хлорофилла (рис. 12). Работами Тимирязева было таким образом по-

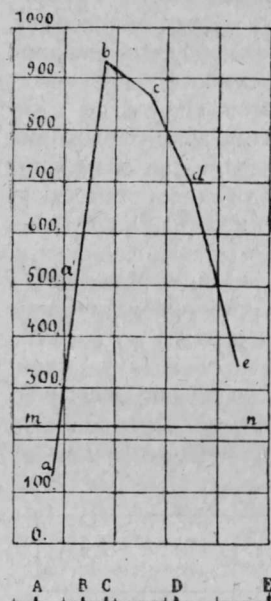


Рис. 11. Кривая энергии фотосинтеза в спектре по Тимирязеву; максимум приходится на лучи спектра между B и C.

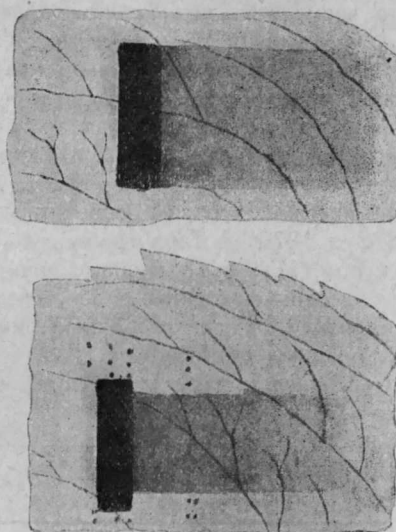


Рис. 12. Амилограмма Тимирязева на листе *Hydrangea*; черная полоса с максимальным накоплением крахмала соответствует первой полосе поглощения хлорофилла между B и C.

лучено экспериментальное подтверждение мысли о том, что энергия фотосинтеза в спектре определяется степенью поглощения различных групп лучей хлорофиллом.

Вполне отчетливое экспериментальное выражение этой мысли мы находим в оригинальной работе Энгельманна, который использовал свой бактериальный метод. Укрепляя на место осветителя призму в столике микроскопа и отбрасывая спектр на предметное стекло, Энгельманн помещал свои микроскопические объекты в разные участки спектра и следил за движением бактерий, возбуждаемым выделением кислорода фотосинтезирующими водорослями.

Определяя описанным выше способом энергию фотосинтеза, Энгельманн дал кривую распределения этой энергии в спектре. Кривая эта, поднимаясь круто в красной части спектра, обнаруживает максимум, занимающий именно то положение в спектре, которое соответствует первой полосе поглощения хлорофилла; затем кривая падает до минимума, находящегося в зеленых лучах, наименее поглощаемых хлорофиллом, и снова поднимается до второго меньшего максимума, который приходится на синие лучи, после чего опять следует падение кривой до конца видимого спектра.

Если сравнить кривую энергии фотосинтеза с кривой поглощения света хлорофиллом, то в общем наблюдается значительное сходство, так что с первого взгляда кажется, что энергия фотосинтеза прямо пропорциональна степени поглощения лучей хлоро-

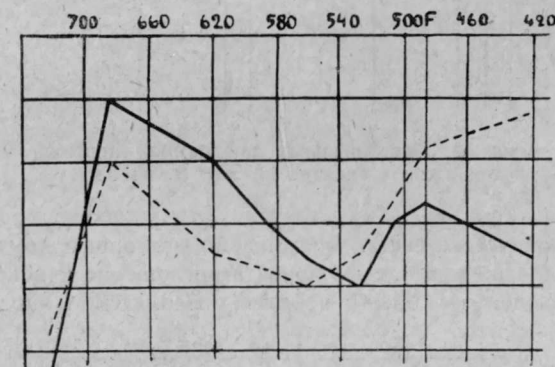


Рис. 13. Кривая энергии фотосинтеза в спектре по Энгельманну. Сплошная линия представляет энергию фотосинтеза; пунктирная — поглощение света хлорофиллом.

филлом. При детальном же изучении обеих кривых обнаруживается и довольно существенное отличие: в красной части спектра энергия фотосинтеза выше, и в синей — ниже относительного поглощения лучей; кроме того, кривая поглощения в сине-фиолетовой части поднимается до конца видимого спектра, тогда как кривая энергии фотосинтеза после второго максимума падает (рис. 13 и 14).

В последующей затем работе Рейнке, сделанной с описанным выше спектрофором в призматическом спектре методом счета пузырьков газа, также обнаружился максимум разложения углекислого газа в красных лучах на месте первой полосы поглощения хлорофилла; но зато второго максимума не оказалось вовсе; построенная Рейнке кривая непрерывно падает до конца видимого спектра (рис. 15).

После работы Рейнке вопрос о значении красных, особенно энергично поглощаемых хлорофиллом лучей, казалось, был вполне удовлетворительно решен. Сомнения возбуждала только вто-

рая, более преломляемая половина спектра, относительно которой данные разных авторов расходились.

Тимирязев попытался решить вопрос разделением спектра на две половины по линии, соответствующей зеленым лучам λ 550 μ .

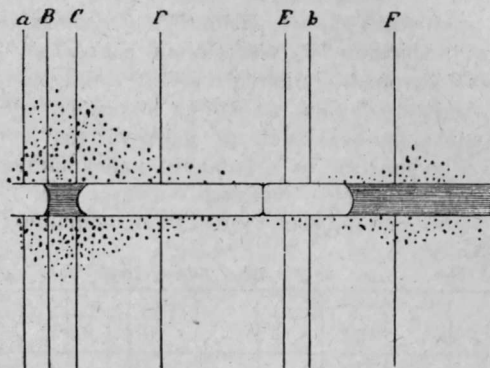


Рис. 14. Бактериальная диаграмма энергии фотосинтеза в спектре по Энгельманну.

Определяя количество света, поглощаемого хлорофиллом в каждой половине, он нашел, что если принять поглощение в менее преломляемой половине за 100, то в более преломляемой оно выразится

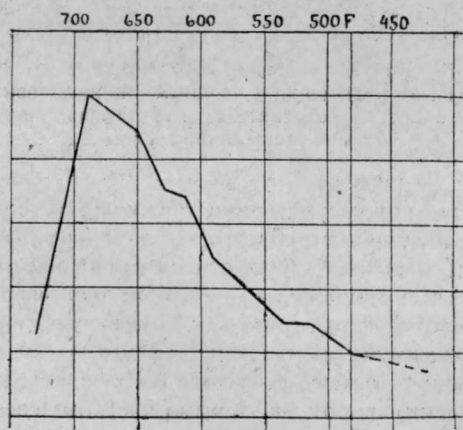


Рис. 15. Кривая энергии фотосинтеза в спектре по Рейнке.

числом 70; количество же разложенного углекислого газа в обеих половинах относится как 100 к 54.

В этих цифрах опять обнаруживается несоответствие энергии фотосинтеза с поглощением синих и фиолетовых лучей хлорофил-

лом; как у Энгельманна, у Тимирязева поглощение стоит выше химической деятельности этих лучей.

Новую попытку в том же направлении сделал А. Рихтер (1902), который пользовался жидкими светофильтрами из двухромнокислого калия, марганцовокислого калия и аммиачной окиси меди. Фильтры были исследованы спектрофотометрически для достижения уравнения, и количество пропускаемой ими энергии было вычислено на основании кривой распределения энергии в солнечном спектре, данной Ланглеєм. Количество энергии, поглощенной листом за каждым фильтром, было определено на основании абсорбционной кривой хлорофилла. В результате оказалось, что энергия фотосинтеза прямо пропорциональна количеству поглощенной листом лучистой энергии, независимо от длины волны луча, как это видно из следующих цифр:

	Вода.	Двухромнокислый калий.	Марганцовокислый калий.	Аммиачный раствор окиси меди.
Количество поглощенной листом энергии . . .	203,6	100	47,5	36
Количество разложенного CO_2	202,4	100	48	34,4

Существенным недостатком работы Рихтера, на что обращает внимание сам автор, было не прямое определение количества лучистой энергии, пропускаемой светофильтрами.

Этот недостаток был устранен в работе Книпа и Миндера (1910), которые, пользуясь методом светофильтров, непосредственно измеряли количество пропускаемого ими света. Книп и Миндер пришли к тому же выводу, что и Рихтер, а именно, что энергия фотосинтеза совершенно не зависит от длины волны лучей, а только от количества энергии, поглощаемой пластидой. Нельзя не заметить, однако, что тщательность, с которой оба названные автора определяли напряженность цветных лучей, вовсе не гармонировала с методом определения энергии фотосинтеза, так как для этой последней цели авторы прибегли к счету пузырьков газа, выделяемых *Elodea*. Книп впоследствии (1915) экспериментально доказал несостоятельность этого приема для точных количественных определений вследствие больших вариаций в количестве кислорода в пузырьках.

Таким образом, вопрос о том, действительно ли энергия фотосинтеза прямо пропорциональна количеству поглощаемой пластидой лучистой энергии, или же лучи разной длины волны имеют в этом процессе также еще особое специфическое действие, в сущности остается нерешенным.

Резюмируя имеющийся опытный фактический материал, можно уверенно сформулировать вывод, что энергия фотосинтеза зависит от степени поглощения разных цветных лучей хлорофиллом: наименьший эффект действия обнаруживают лучи зеленые, пропускаемые пигментом в большей степени, чем все остальные.

Что касается более детального изучения действия отдельных групп цветных лучей и точного соотношения этого действия со степенью поглощения их хлорофиллом, то эта задача требует гораздо более совершенной техники в постановке опытов, чем та, которая была применяема до сих пор.

В действительности все лучи видимого спектра, а также и часть ультрафиолетовых, поглощаются хлорофиллом. Мы вправе, следовательно, ожидать на основании современных данных фотохимии, что световые реакции фотосинтеза будут осуществляться во всех участках видимого спектра и в лучах ультрафиолетовых. Накопленный в течение почти столетия опытный материал вполне подтверждает эту мысль: все лучи видимого спектра, а также по данным Бонье и Манжена (1886) и ультрафиолетовые, утилизируются или могут быть утилизируемы для световых реакций фотосинтеза. Результат этот в сущности можно было предвидеть заранее на основании того факта, что только содержащие хлорофилл части растений способны к фотосинтезу. И если на доказательство этого положения было положено так много труда и усилий, то причиной, как уже замечено выше, была крайняя недостаточность чисто физических сведений о фотохимических процессах в то время, когда физиология выдвинула этот вопрос.

Что касается той массы работы, которая была потрачена на количественное сравнение действия отдельных групп лучей, то результаты ее нельзя не признать весьма скудными. Исключение составляют только опыты Энгельманна, который ближе всего подошел к решению этой задачи, благодаря удачному применению микроскопически-малых объектов, которые с физической точки зрения играли роль очень тонкого светофильтра. При той слабой напряженности света, которая получается в призматическом спектре, только в очень тонком слое хлорофилла, представленного живыми пластидами, можно обнаружить определенные отличия в поглощении различных цветных лучей, а с ним и в энергии фотосинтеза. При увеличении толщины зеленого слоя, пропорция поглощаемых лучей увеличивается не только на счет тех групп, которые соответствуют полосам поглощения хлорофилла, но также и на счет групп промежуточных, до тех пор пока все лучи будут поглощены в одинаковой степени.

По мере проникновения цветных лучей в толщу зеленого слоя, количественное соотношение между ними должно изменяться, вследствие чего распределение энергии фотосинтеза в спектре также должно изменяться. Действительно, по данным Энгельманна, если измерять энергию фотосинтеза на двух сторонах клетки *Cladophora*, толщиной всего в 0,028 миллиметра, то оказывается, что на стороне, обращенной к источнику света, максимум приходится на лучи между *B* и *C*, тогда как на противоположной он передвигается за линию *D* к фиолетовому концу спектра.

Результат этот совершенно ясен: красные лучи так сильно поглощаются хлорофиллом, что при слабой напряженности падаю-

щего света большая часть их будет задержана первым слоем пластид; на долю второго слоя останутся лучи оранжевые и желтые, которые и дадут больший эффект в фотосинтезе не потому, что они сильнее задерживаются, а потому, что второй слой уже не имеет в своем распоряжении достаточного количества красных лучей.

Передвигаясь еще далее вглубь зеленой ткани к следующим по порядку слоям пластид, мы можем, наконец, дойти до такого слоя, который обнаружит максимум энергии фотосинтеза в лучах зеленых, наиболее глубоко проникающих и наименее поглощаемых хлорофиллом.

Так как, за исключением Энгельманна, остальные из указанных выше авторов брали для опытов листья высших растений с относительно толстым слоем зеленой ткани, то, при слабой напряженности цветного света вообще, они учитывали смешанный эффект, который получается, когда более глубокие слои пластид уже не имеют в своем распоряжении наиболее сильно поглощаемых лучей, целиком или почти целиком задержанных предшествующими слоями. Чтобы получить в этих условиях истинное соотношение, нужно было увеличить напряженность падающего света соответственно толщине зеленого слоя ткани; количество наиболее сильно поглощаемых лучей должно быть при этом таково, чтобы наиболее глубокие слои пластид могли получать эти лучи в избытке. Но на этот весьма важный пункт никто из исследователей не обратил должного внимания.

Пфеффер, подробно разбирающий этот вопрос, пытается доказать, что вместе с утолщением зеленого слоя ткани должен передвигаться и максимум энергии фотосинтеза к фиолетовому концу спектра. Такое заключение без сомнения неправильно. Если напряженность лучей в разных участках спектра одинакова, то при полном поглощении всех лучей и энергия фотосинтеза будет везде одинакова; такой эффект может быть получен только при очень толстом слое зеленой ткани, в котором все лучи одинаково погасают. При менее толстом слое, когда часть лучей проходит, энергия фотосинтеза будет слабее в участке спектра, соответствующем этим лучам, будучи одинаковой в тех участках, лучи которых поглощаются целиком. Утончая все более и более зеленый слой, мы, наконец, придем к такой его толщине, когда фотосинтез будет осуществляться только в лучах наиболее энергично поглощаемых, соответствующих главным полосам поглощения хлорофилла. Самой собой разумеется, что в этом случае уже будет сказываться неравномерность поглощения между лучами красными, оранжевыми и желтыми. Красные лучи, соответствующие первой полосе поглощения хлорофилла, при этом дадут больший эффект действия исключительно потому, что они будут поглощены в большем количестве, чем лучи оранжевые и желтые, соответствующие второй и третьей полосам поглощения хлорофилла. То же самое явление должно обнаружиться и во второй половине спектра, где особенно энергично задерживаются синие и фиолетовые лучи.

Таким образом, ни при какой толщине слоя максимум не может передвинуться в сторону лучей, менее энергично поглощаемых пигментом.

Если Пфеффер и другие работавшие до него ученые получали максимум в желтых лучах, менее энергично поглощаемых, чем красные лучи между *B* и *C*, то такой результат мог обуславливаться двумя причинами: либо неравномерной напряженностью различных участков спектра, при которой абсолютное количество поглощаемых растением красных лучей было меньше, чем лучей оранжевых и желтых; либо неодинаковым специфическим действием лучей, которое давало преимущество лучам, менее энергично поглощаемым.

На основании современных данных фотохимии такая специфичность вполне возможна в том случае, когда светочувствительное вещество обладает сложным спектром поглощения, состоящим из нескольких полос, как это и имеет место для хлорофилла.

Наконец, нельзя не обратить внимания также и на то весьма существенное обстоятельство, что авторы, работавшие газометрическим методом, когда продолжительность каждого отдельного опыта была сравнительно велика, не учитывали влияния времени. Между тем, весьма возможно, что торможение фотосинтеза в различных лучах спектра идет в различной степени и с разной скоростью.

В этом отношении чрезвычайно интересны новейшие данные Уршпрунга (1917—1918), который исследовал влияние различных лучей спектра на образование крахмала в листьях *Phaseolus*, *Impatiens*, *Tropaeolum* и *Coleus*. Автор применял как искусственный, так и солнечный свет, пользуясь призматическим и дифракционным спектрами. Для усиления монохроматического света, между источником света и щелью спектроскопа устанавливался специальный конденсатор из стекла или кварца. К сожалению, ширина щели спектроскопа равнялась 1 миллиметру, что без сомнения не могло не отразиться на чистоте спектра. В этом отношении Уршпрунгу не удалось пойти дальше Тимирязева, который работал с той же шириной щели.

Во всяком случае, названный автор еще раз подтвердил, что фотосинтез, если его измерять накоплением крахмала в хлоропластах, осуществляется во всех лучах видимого спектра и в ультрафиолетовых; границы лежат между $\lambda 760$ и $\lambda 330$ μ (рис. 16).

В слабой степени фотосинтез происходит также в ультракрасных лучах, прилегающих к границе видимого спектра.

Образование крахмала начинается раньше всего в лучах красных между $\lambda 687$ и $\lambda 656$ μ , соответствующих первой полосе поглощения хлорофилла.

Самое замечательное, однако, то, что в этих же лучах, при более продолжительном их действии, раньше всего начинается и растворение крахмала, явление, которое Уршпрунг, быть может не совсем удачно, называет соларизацией.

В результате при продолжительном опыте максимум накопления крахмала передвигается к лучам синим и фиолетовым.

Само собою разумеется, что образование крахмала на счет растворимых углеводов, как процесс энзиматический, зависящий от целого ряда условий, не может служить в данном случае точным мерилом энергии фотосинтеза. Тем не менее, открытие Уршпрунга дает основание предполагать, что в красных лучах, действующих особенно энергично, довольно скоро наступает ослабление фотосинтеза под влиянием накопления его продуктов.

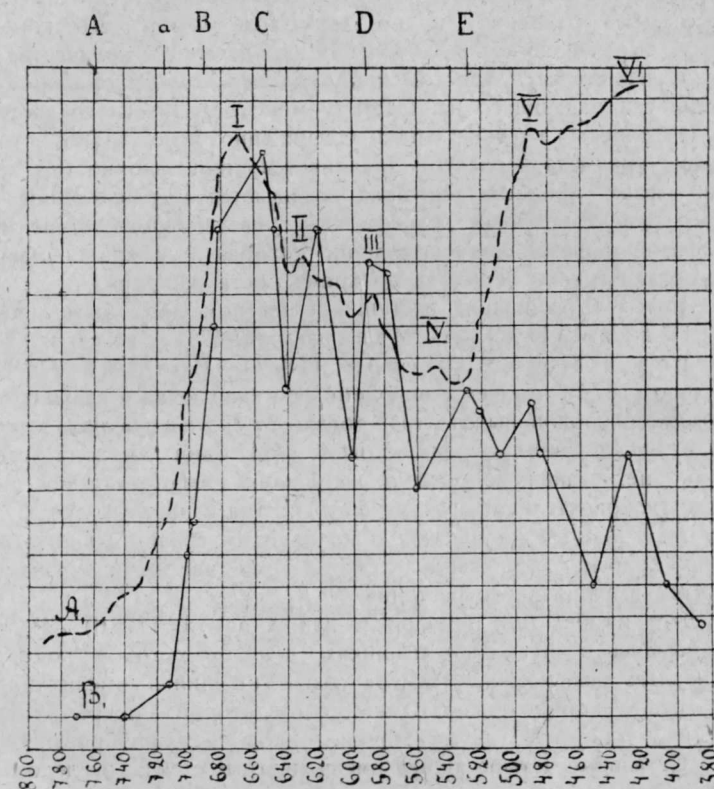


Рис. 16. Кривая энергии фотосинтеза в спектре по Уршпрунгу. Пунктирная линия указывает поглощение света хлорофиллом; I, II, III, IV, V, VI — полосы поглощения пигмента. Сплошная кривая представляет энергию накопления крахмала в разных лучах спектра.

В пользу этого предположения говорят, между прочим, результаты новейшей работы Генрици (1921), которая нашла, что после отложения крахмала в хлоропластах, при оживленном фотосинтезе, наступает временное падение его, которое сменяется новым подъемом, когда крахмал будет растворен.

Принимая во внимание это обстоятельство, мы предприняли специальные опыты в целях определения соотношения между энер-

гией фотосинтеза в красном и синем свете у разных видов растений и изменений этого соотношения во времени. Для опытов был применен газометрический метод. В результате оказалось, что энергия фотосинтеза ослабляется во времени как в красном, так и в синем свете. Однако, у разных видов растений обнаруживается специфическое отличие: одни виды работают энергичнее в синем, тогда как другие — в красном свете (Любименко, 1923).

Принимая во внимание большую сложность фотосинтетического процесса, без сомнения трудно допустить, чтобы его конечный эффект, выражающийся в накоплении определенного количества ассимилятов, находился в простом пропорциональном отношении к напряженности падающего на пластиду монохроматического света.

Из работы Уршпрунга совершенно ясно видно, что накопление крахмала в спектре подчиняется иной законности, чем та первая фаза процесса, которая выражается в разложении углекислого газа. Еще более рельефно выступает несоответствие между этой фазой и фазой окончательной, которая выражается накоплением органического вещества во время роста растения.

Опыты выращивания растений в цветном свете были произведены Гентом (1847), А. Майером (1867), Саксом (1871), Вебером (1875), Моргеном (1877), Волльни (1894) и Макано (1874), при чем наилучший рост наблюдался в лучах менее преломляемой половины спектра; только Макано наблюдал лучший рост в лучах синих и фиолетовых. Ни один из этих авторов, однако, не ставил вопроса о возможном несоответствии между первой и окончательной фазами фотосинтеза в цветных лучах. Поэтому ни у одного из них мы и не находим сравнительного определения энергии разложения CO_2 за теми цветными экранами, за которыми выращивались растения.

Этот пробел был пополнен в наших опытах (1910). Растения выращивались в специальных ящиках, в которых током воды поддерживалась равномерная температура. Три ящика имели обыкновенное белое оконное стекло, один — чистое, второй — покрытое одним, и третий — покрытое двумя слоями тонкой парафинированной бумаги. Остальные четыре ящика имели цветные стекла, исследованные предварительно спектроскопически и спектрофотометрически.

Цветные стекла пропускали следующие группы лучей: красное от $\lambda 700$ до $\lambda 600$ μ , оранжевое от $\lambda 650$ до $\lambda 570$ μ , зеленое от $\lambda 570$ до $\lambda 480$ μ , синее от $\lambda 480$ до $\lambda 400$ μ , а также крайние красные лучи до $\lambda 700$, не поглощаемые хлорофиллом. В ящиках выращивались *Raphanus sativus*, *Pisum sativum*, *Tropaeolum majus*, *Phaseolus vulgaris* и *Daucus Carota*.

Для каждого растения была определена энергия разложения CO_2 обыкновенным газометрическим методом, при чем пробирки с листьями помещались в те же ящики, в которых находились растения.

Выращивание растений длилось от 30 до 60 дней, при чем опыт заканчивался в тот момент, когда растения в зеленом ящике были близки к гибели. В конце опыта определялся сухой вес над-

земных и подземных частей растения и абсолютный прирост органического вещества определялся вычитанием сухого веса семян.

Приведем для иллюстрации данные, относящиеся к двум растениям из 5, так как остальные дали совершенно сходные результаты.

	Энергия разложения CO_2 в %.		Накопление сухого вещества в %.	
	Phaseolus	Tropaeolum.	Phaseolus	Tropaeolum.
Свет белый.				
Стекло чистое	100	100	100	100
Стекло и 1 слой бумаги	90	82	119	143
Стекло и 2 слоя бумаги	74	72	108	148
Свет цветной.				
Красный	16	37	25	15
Оранжевый	9	30	12	9
Зеленый	1	4	0	3
Синий	13	24	23	29

Из этих цифр ясно видно, что накопление сухого вещества не пропорционально энергии разложения CO_2 ни в белом, ни в цветном свете. Некоторое ослабление дневного света, понижающее энергию разложения CO_2 , определяемую в кратковременном опыте, способствует более обильному накоплению органической массы. В цветном свете, несмотря на более энергичное разложение CO_2 в красных лучах, по сравнению с синими и фиолетовыми, накопление сухого вещества в последних идет столь же энергично или даже энергичнее, чем в первых.

Это различие в отношении к свету первой и заключительной фазы фотосинтеза без сомнения обуславливается процессами вторичного характера, в которых свет принимает прямое или косвенное участие. Более яркий белый свет, как и лучи менее преломляемой половины спектра повидимому вызывают торможение в процессе синтеза в более сильной степени, чем свет более слабый и лучи с короткой волной. В результате общий эффект работы становится более значительным там, где процессы торможения идут менее энергично.

Мы видим, таким образом, что роль света в общем процессе синтеза органического вещества очень сложна и потому энергия разложения CO_2 , определяемая в кратковременном опыте, не может служить точным мерилем для суждения о ходе накопления органи-

ческого вещества, совершающегося за более длинный промежуток времени.

Время в данном случае как раз и является тем фактором, который обнаруживает существование вторичных процессов, осложняющих процесс синтеза.

Наконец, нельзя не указать также, что спектры поглощения живых листьев разных видов растений, как мы видели выше, довольно существенно отличаются как по положению полос, так и по их развитию. Поэтому при точных измерениях энергии фотосинтеза в различных участках спектра необходимо считаться с видовыми отличиями в поглощении цветных лучей. На это обстоятельство, однако, никто из исследователей не обращал внимания, и потому весьма возможно, что некоторые разноречия, быть может, объясняются видовыми отличиями исследованных объектов. С теоретической точки зрения чрезвычайно интересно отношение к цветному свету пластид водорослей синезеленых, бурых и красных. Спектры поглощения этих пластид, благодаря присутствию добавочных пигментов, довольно существенно отличаются от спектров зеленых пластид. Если принять во внимание, что солнечный свет претерпевает весьма существенное спектральное изменение, вследствие избирательного поглощения воды, то наличие добавочных пигментов может находиться в закономерной связи с изменением спектрального состава света.

Вода более сильно задерживает лучи менее преломляемой половины спектра; так, например, красные лучи при солнечном освещении погасают на глубине 34 метров, тогда как синие и фиолетовые идут до глубины 500 метров. Поглощение отдельных групп монохроматических лучей постепенно ослабевает к фиолетовому концу; так, по данным Гюфнера, слой воды толщиной в 1,8 метра пропускает следующие количества цветных лучей:

Участки спектра 671—658 $\mu\mu$; 611—593 $\mu\mu$; 582—571 $\mu\mu$.		
Количество света . . .	49,25	61,70 81,50

Участки спектра 556—546 $\mu\mu$; 531—523 $\mu\mu$; 473—465 $\mu\mu$.		
Количество света . . .	87,30	92,27 95,20

Таким образом, для лучшего использования света, пигментная система глубоководных растений должна иметь максимум поглощения ближе к фиолетовому концу спектра, что действительно и наблюдается в особенно ясной форме у красных водорослей.

На этом соображении Энгельманн и построил свою известную гипотезу о хроматической адаптации, которая будет рассмотрена нами ниже. Применяя свой бактериальный метод, Энгельманн действительно нашел, что максимум энергии фотосинтеза у отдельных водорослей лежит ближе к линии D, а у красных даже за линией D, соответственно максимумам в поглощении света пигментными системами тех и других водорослей (рис. 17).

Затем этот вопрос был подвергнут экспериментальной проверке А. Рихтером (1912—1914), который определял энергию фотосинтеза по количеству выделенного кислорода, учитывая последний методом Винклера. Рихтер обнаружил, что у морских водорослей весьма резко выражена приспособленность к напряженности света, вследствие чего можно получить совершенно неправильное представление о распределении энергии фотосинтеза в спектре, если не учитывать отношения данного вида к напряженности света. Учитывая это обстоятельство, Рихтер пришел к выводу, что у красных водорослей максимум энергии фотосинтеза

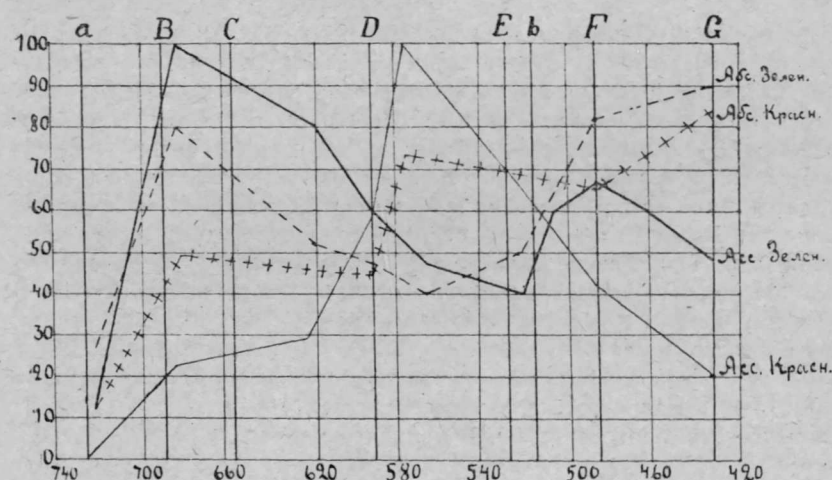


Рис. 17. Кривые поглощения света и энергии фотосинтеза зелеными растениями и красными водорослями по Энгельманну.

действительно лежит ближе к фиолетовому концу спектра, чем у зеленых. Приведем для иллюстрации данные одного опыта.

Названия водорослей.	Энергия фотосинтеза.	
	В красном свете.	В зеленом свете.
<i>Ulva Lactuca</i> зеленая	29,49	19,61
<i>Nithophyllum laceratum</i> красная . .	12,27	16,11
<i>Laurentia obtusa</i> "	6,97	25,08
<i>Lithothamnion calcareum</i> "	5,06	20,19

Как видно из приведенных цифр, фотосинтез у красных водорослей идет более энергично в зеленом свете, тогда как у зеленой *Lactuca* наблюдается обратное отношение.

К сожалению, автор в своей интересной работе остановился на полдороге. На основании полученных данных он приходит к выводу, что бурые водоросли обнаруживают к цветному свету одинаковое с зелеными растениями отношение; среди красных же водо-

рослей намечается две группы, из которых у одной присутствие фикоэритрина ничем не отражается на фотосинтезе, тогда как у другой оно вызывает сдвиг максимума энергии ассимиляции к фиолетовому концу спектра.

Таким образом, вопрос о том, участвуют ли в процессе фотосинтеза фикоциан и фикоэритрин наравне с хлорофиллом, в сущности остается не вполне окончательно решенным.

6. Влияние других внешних агентов.

Вопрос о влиянии агентов химического характера на фотосинтез до настоящего времени остается весьма слабо разработанным. Так как функция фотосинтеза локализована в пластиде, то понятно, что изучение прямого действия того или иного вещества на работу пластиды технически при работе с живой тканью крайне затрудняется. При современном состоянии техники исследования приходится довольствоваться суммарным учетом действия испытуемого вещества, которое, благодаря посредству протоплазмы, может принять иное направление или же быть погашенным.

Из имеющихся исследований можно указать на работу Вилера и Гартлеба (1900), которые нашли, что соляная кислота сильно задерживает фотосинтез у *Elodea* при концентрации 0,08% и 0,008%; слабая задержка наблюдается также при концентрации 0,00015%. Напротив, по данным Требу (1907), кислоты вызывают усиление фотосинтеза при концентрации:

HCl	0,0001 mol.
HNO ₃	0,00063%
H ₂ SO ₄	0,00098%

Стимулирующее действие в данном случае Требу приписывает иону *H*, так как слабые растворы хлоридов, нитратов и сульфатов нейтральных не оказывают никакого влияния. По мнению Требу, стимулирование иона *H* пропорционально его концентрации.

Гюнтер и Шмид (1912) указывают, что раствор Кнопа усиливает фотосинтез. В новейшей работе Бенеке (1921) отчасти подтверждаются данные Требу; кислоты стимулируют фотосинтез у водных растений, если источником углерода служат бикарбонаты (например 1% *KHCO₃*); если же растению дать газообразный углекислый газ, то ясного стимулирования не обнаруживается.

Действие кислот может быть объяснено, следовательно, усилением разложения бикарбонатов и увеличением количества *CO₂*.

Бенеке наблюдал, кроме того, что если освободить растение от заключенного в его межклетниках *CO₂*, то уже от прибавления одной серной кислоты и в отсутствии бикарбонатов происходит выделение кислорода. Он думает поэтому, что в растении имеется известный запас связанной углекислоты, которая и освобождается при действии минеральных кислот. Далеко, однако,

не все растения обладают таким запасом связанной углекислоты; он есть, например, у *Elodea canadensis*, между тем как у *Potamogeton lucens* его нет. У последнего растения стимулирование фотосинтеза кислотами наблюдается только в том случае, когда источником углерода служат бикарбонаты.

На основании данных своих опытов Бенеке приходит к выводу, что стимулирование кислотами фотосинтеза происходит лишь при недостатке углекислого газа и обусловливается увеличением его количества либо на счет разложения бикарбонатов, либо на счет разложения неизвестных соединений, находящихся в ткани растения.

Аммонийные соли [(*NH₄*)₂*SO₄* и *NH₄Cl*], по данным Бенеке, задерживают фотосинтез, при чем минимальной концентрацией, при которой обнаруживается задерживающее влияние, является для сернокислого аммония 0,02%. Причину задержки автор видит в быстрой проницаемости аммиака в клетки растения и связывании *CO₂*. Если же к раствору аммонийной соли прибавить бикарбоната кальция, то задержки фотосинтеза не наблюдается.

Этими немногими данными и ограничиваются результаты немногочисленных работ, посвященных действию химических агентов на фотосинтез. Совершенно не затронутым остается вопрос о влиянии различных органических соединений, встречающихся в клеточном соке и в протоплазме живых растений.

Несколько больше внимания было уделено действию наркотиков, хотя все же и эта область не освещена детальными и систематическими исследованиями. По почину Клод-Бернара наркотиками нередко пользовались как средством приостановить фотосинтез, не убивая растения.

Исследуя параллельно влияние хлороформа на дыхание и фотосинтез, Ирвинг (1911) нашел, что малые дозы, совершенно не влияющие на дыхание, сильно понижают фотосинтез; регулируя величину дозы, у *Prunus Laurocerasus* можно совсем приостановить фотосинтез, тогда как дыхание будет идти нормально.

По данным Кёвеси, 0,002 *N* раствор хлороформа еще не вызывает понижения фотосинтеза у *Elodea*; раствор 0,0062 *N* прекращает фотосинтез, но еще не убивает растения, так как при возвращении к нормальным условиям способность к фотосинтезу восстанавливается. Напротив, раствор 0,01 *N* уничтожает способность к фотосинтезу навсегда.

Шварц (1881) нашел, что у водных растений, после пребывания в течение нескольких минут в воде, насыщенной эфиром, способность к фотосинтезу исчезает навсегда. По данным Юарта (1895 — 97) некоторые мхи после пребывания в течение 30 минут и даже одного часа в парах эфира сохраняют способность к фотосинтезу; при более продолжительном пребывании фотосинтез прекращается, но ткань листа остается живой.

Пребывание в растворе 1 — 2% антипирина в течение 4 часов не уничтожает фотосинтеза у *Chara* и *Elodea*.

По Бенеке *Elodea* выносит растворы хлоралгидрата 0,2 до 0,5%, не теряя способности к ассимиляции. Вильштеттер и Штолль, применявшие пары хлороформа и эфира к листьям сухопутных растений, указывают, что растения обнаруживают большую выносливость по отношению к эфиру.

Наиболее обстоятельное исследование по действию наркотиков принадлежит Варбургу, который работал с водорослью *Chlorella*. Он выбрал в качестве наркотика фенил-уретан именно потому, что вещество это сравнительно слабо действует и допускает применение более крепких растворов. Варьируя дозы и определяя одновременно действие фенил-уретана на дыхание и фотосинтез, Варбург получил следующие весьма интересные данные.

Концентрация раствора.	Фотосинтез.	Дыхание.
0,1%	прекращение	задержка наполовину
0,05%	прекращение	нет задержки
0,025%	почти полное прекращение	сильное увеличение
0,013%	сильное замедление	сильное увеличение
0,0076%	задержка на половину	сильное увеличение
0,005%	замедление на 30%	увеличение
0,002%	граница действия	увеличение
0,001%	—	граница действия.

Мы видим, таким образом, что в то время как на дыхание слабые дозы наркотика действуют стимулирующим образом, фотосинтез только ослабляется, и это ослабление переходит с усилением дозы в полное прекращение, когда дыхание еще совершается нормально.

Различное отношение дыхания и фотосинтеза к наркотикам особенно резко выступает при применении синильной кислоты; по данным Варбурга, $n/100$ раствор $HSCN$ на дыхание не действует, тогда как ослабление фотосинтеза наблюдается уже в растворах $n/10.000$.

Нельзя не заметить, однако, что исследование действия наркотиков на фотосинтез производилось вовсе не с целью уяснить механизм этого действия, а большею частью с чисто качественной стороны. Между тем, более систематическое изучение механизма действия наркотиков крайне интересно как с точки зрения уяснения механизма фотосинтеза, так и с точки зрения клеточной физиологии, т.-е. выяснения взаимоотношений протоплазмы и пластид. Варбург указывает, например, что действие синильной кислоты глубоко отлично от действия фенил-уретана; в то время как последний действует одинаково угнетающим образом при разных внешних условиях, в действии синильной кислоты наблюдается различие: раствор $n/10.000$ замедляет фотосинтез только при сильном освещении, при слабом же свете никакого действия не обнаруживает.

Так как наркотики сами по себе в реакциях фотосинтеза не участвуют ни прямо, ни косвенно, то их действие особенно рельефно показывает значение нормального жизненного состояния

пластиды. Состояние это тесно связано с определенным состоянием коллоидов пластиды, и можно думать, что действие наркоза сводится к нарушению коллоидной системы, которая осуществляет реакции синтеза. С этой точки зрения крайне интересно то обстоятельство, что пластида может потерять временно способность к фотосинтезу под влиянием самых различных внешних воздействий.

Слишком высокая температура, чересчур яркий свет или слишком большая доза углекислого газа не только подавляют фотосинтез, но могут вызвать полное его прекращение; при перенесении растения в нормальные условия способность к фотосинтезу снова возвращается.

Эта временная потеря способности к фотосинтезу в литературе известна под названием инактивирования хлоропластов. По данным Юарта, который произвел довольно многочисленные опыты, инактивированный хлоропласт по внешнему виду ничем не отличается от нормального, по крайней мере при простом наблюдении под микроскопом.

Весьма замечательно при этом, что возврат способности к фотосинтезу происходит через различные промежутки времени. Пользуясь бактериальным методом Энгельманна, Юарт установил, что возвращение способности к фотосинтезу носит индивидуальный характер: у двух рядом лежащих клеток возврат может наступать через различные промежутки времени; кроме того, одна клетка может совершенно потерять способность к фотосинтезу, тогда как другая сохраняет ее. Обычно возвращение способности к фотосинтезу происходит через несколько минут или несколько часов; но иногда оно наступает только через один или два дня. Так, например, в одном опыте мхи *Grimmia conferta*, *Ceratodon purpureum*, *Bryum caespitium* высушивались с нагреванием до $80^{\circ}C$ в сухом воздухе в течение 6 часов. Все они потеряли после этого способность к фотосинтезу; возврат наблюдался через один или двое суток. У *Dicranum scoparium* и *Orthothrichum affine*, высушенных при нагревании до $50-60^{\circ}C$, способность к фотосинтезу возвратилась через несколько часов.

Ilex Aquifolium, *Buxus sempervirens*, *Pinus montana*, после трехнедельного пребывания при $t^{\circ}-15^{\circ}C$, потеряли способность к фотосинтезу; при перенесении в комнату с $t^{\circ}+15^{\circ}C$, через четыре часа еще нельзя было обнаружить у них фотосинтеза; но уже через сутки у всех наблюдалось весьма энергичное разложение углекислого газа.

К сожалению Юарт не сделал попытки ближе проанализировать явление инактивирования, а между тем такой анализ совершенно необходим для уяснения той физической обстановки, в которой протекают процессы синтеза в живой пластиде. Наиболее вероятной представляется мысль, что в большинстве случаев явление инактивирования основано на изменениях в структуре коллоидов, образующих строма пластиды. Временное инактивирование представляет повидимому обратимый процесс в состоянии коллоидов; по-

этому более подробное изучение действия наркотиков быть может даст возможность лучше уяснить роль стромы пластиды в процессах синтеза.

Не расследованным остается также вопрос о влиянии поранения на фотосинтез, именно на первую фазу его, выражающуюся в разложении углекислого газа. Костычев (1921) утверждает, что поранение листа не оказывает никакого влияния на энергию фотосинтеза. Небольшое число сделанных им опытов, однако, не может служить достаточным основанием для такого утверждения, так как автор совершенно не учитывал дыхания пораненных листьев, а также и влияния уменьшения поверхности листа. Поранение производилось иголкой, при чем, по словам автора, лист был так истыкан, что походил на сетку; тем не менее, потеря рабочей площади у пораненных листьев совершенно не учитывалась.

ГЛАВА VIII.

Влияние внутренних факторов на фотосинтез. Накопление ассимилятов. Содержание хлорофилла в пластидах. Энергетика фотосинтеза. Гипотезы о химизме фотосинтеза.

Выше уже неоднократно было отмечено, что при наиболее благоприятном сочетании внешних условий энергия фотосинтеза начинает ослабевать с течением времени. Явление это может обуславливаться двоякого рода причинами. Во-первых, оно может служить предвестником позднее наступающего инактивирования хлоропластов. Во-вторых, оно может произойти вследствие накопления продуктов синтеза, которое естественно затормозит дальнейшую работу. С чисто теоретической точки зрения довольно легко разграничить инактивирование пластид от торможения, происходящего вследствие накопления продуктов. Инактивирование, очевидно, является последствием некоторого изменения в строении пластиды, которое может произойти под влиянием либо внешних, либо внутренних агентов. И в том, и в другом случае мы имеем дело с изменением структуры пластиды, которое может привести к полной деформации и уничтожению способности к фотосинтезу. Напротив, накопление продуктов, будучи тормозом для нормального хода реакций синтеза, не затрагивает структуру пластиды и ее способность к синтезу.

В практике исследования, однако, далеко не всегда легко провести границу между этими двумя фундаментально различными явлениями даже при изучении воздействия внешних факторов. Еще более затруднительно это сделать при изучении влияния внутренних факторов. Здесь мы вступаем в область взаимоотношений между пластидами, являющимися поставщиками ассимилятов, и протоплазмой, которая передвигает их или потребляет. Принимая во внимание высокую чувствительность пластиды ко всевозможным воздействиям физического и химического характера, можно представить себе, что и внутренние факторы вызывают изменение структуры пластиды и ее инактивирование.

В пользу этого предположения говорит тот несомненный факт, что превращение хлоропластов в хромопласты, совершающееся в живой ткани растения, приводит к глубокому изменению пигментной системы и полной потере способности к фотосинтезу.

Весьма вероятно, что внутренние факторы, так или иначе влияющие на процесс синтеза, многочисленны и разнообразны. Однако, при современных методах исследования мы еще очень далеки от точного выяснения природы этих факторов и способа их действия. Наиболее определенные данные касаются только накопления ассимилятов и количества хлорофилла.

Еще Буссэngo заметил, что энергия фотосинтеза у отрезанных листьев постепенно падает с течением времени вследствие накопления ассимилятов. Более подробно исследовал этот вопрос Сапожников (1890—94), который прямыми опытами доказал, что в нормальных условиях углеводы, накопившиеся в листьях в течение дня, передвигаются ночью в стебель. Отток этот совершается в сущности все время, но с разной скоростью, как это видно из следующих цифр, относящихся к *Cucurbita Pepo*.

Убыль углеводов на 1 кв. метр листьев в 1 час.

От 5 ¹ / ₂ ч. вечера до 7 ¹ / ₂ ч. веч.	0,124 грамма.
„ 7 ¹ / ₂ ч. „ „ 11 ¹ / ₂ ч. „	0,317 „
„ 9 ¹ / ₂ ч. „ „ 11 ¹ / ₂ ч. „	0,218 „
„ 11 ¹ / ₂ ч. „ „ 9 ч. утра	0,162 „
„ 11 ¹ / ₂ ч. утра „ 2 ¹ / ₂ ч. дня	0,130 „

Таким образом, наиболее энергично отток углеводов совершается в первую половину ночи.

Далее, прямыми же опытами Сапожников доказал, что энергия разложения CO_2 зависит от запасов углеводов в листе; чем меньше этих запасов, тем энергичнее лист разлагает CO_2 в одних и тех же внешних условиях. Наблюдая полное прекращение фотосинтеза у отрезанных листьев, Буссэngo высказал мысль, что существует в накоплении ассимилятов определенный предел, дальше которого оно не может идти.

Сапожников подтвердил существование этого предела, но нашел вместе с тем, что достижение предела не останавливает разложения CO_2 .

Если принять во внимание, что живой лист постоянно расходует углеводы на дыхание, то вряд ли можно рассчитывать, чтобы разложение CO_2 прекратилось совершенно вследствие накопления ассимилятов; тем не менее было бы крайне желательно, с точки зрения изучения внутренних факторов, расширить и углубить интересные исследования Сапожникова.

В виду прямой зависимости фотосинтеза от присутствия в пластидах хлорофилла, вопрос о влиянии количества зеленого пигмента был подвергнут более подробному изучению.

Тот факт, что очень молодые, еще не вполне позеленевшие листья слабо разлагают CO_2 , был известен еще Ингенгузу; затем он был подтвержден рядом других исследователей, как Коренвиндер (1863), Буссэngo (1866), Крейслер, Юарт (1895—97). Последний из названных ученых помощью бактериального метода показал, что молодые листья начинают энергично раз-

лагать CO_2 лишь после того как хлоропласты накопят достаточный запас хлорофилла.

После этих отрывочных работ качественного характера Гриффон (1898—1905) прямо поставил вопрос о влиянии содержания хлорофилла в пластидах на энергию фотосинтеза. Исследование орхидных с разной степенью окраски листьев показало, что у них энергия разложения углекислого газа возрастает вместе с увеличением количества хлорофилла в хлоропластах; исключение составил *Limodorum abortivum*, у которого, несмотря на обильное содержание хлорофилла, энергия разложения CO_2 оказалась слабее, чем выделение этого газа вследствие дыхания.

Дальнейшее исследование сортов и рас культурных растений с разной окраской листьев привело к противоречивым результатам.

Так, у сортов пшеницы, ячменя и овса бледно-окрашенные расы разлагали CO_2 лишь немногим слабее (в отношении 9:10), чем расы с густо-зеленой окраской. У *Canna* уже не наблюдалось никакого различия, а у *Chrysanthemum coronarium* бледно-окрашенные листья обнаружили более энергичное разложение CO_2 по сравнению с густо-зелеными.

Подводя итоги данным своих опытов, Гриффон приходит к выводу, что начиная с некоторой густоты зеленой окраски, дальнейшее увеличение количества хлорофилла не стоит ни в каком отношении к интенсивности фотосинтеза.

Так как Гриффон не измерял количества хлорофилла в листьях, а только глазомерно определял их окраску, то понятно, что он и не мог найти закономерного отношения между количеством пигмента и энергией фотосинтеза.

Этот пробел был пополнен нашими исследованиями над светолюбивыми и теневыносливыми растениями, при чем количество хлорофилла измерялось с большой точностью посредством специально изобретенного прибора спектро-колориметрическим методом (Любименко 1905—1910).

Опыты были произведены при различной температуре и различной напряженности света, что дало возможность определить максимальную энергию фотосинтеза для листьев разных видов растений и с разным содержанием хлорофилла.

Из данных опытов выяснилось, что начальная напряженность света, при которой наступает разложение CO_2 , находится в прямой зависимости от концентрации хлорофилла в пластидах: она тем выше, чем меньше пигмента в хлоропластах. Поэтому молодые, еще не вполне позеленевшие листья, а также листья светолюбивых растений начинают разлагать CO_2 при более высокой напряженности света, чем листья взрослые, а также листья тенелюбивых растений, более богатых хлорофиллом.

Затем максимальная энергия фотосинтеза достигается при свете тем более слабом и температуре тем более низкой, чем выше содержание хлорофилла в пластидах. Максимальная энергия фотосинтеза, получаемая при наиболее благоприятном сочетании силы света

и температуры, однако, варьирует в зависимости от концентрации пигмента в листьях, как видно из следующих данных.

	Возраст листьев.	Количество хлорофилла в 1 грамме живых листьев в %	Максимальн. колич. CO_2 , разложен. в 1 ч. 1 г листьев в куб. см.
Хвойные.			
<i>Abies nobilis</i> . .	листья очень молодые	8,0	2,06
<i>Picea excelsa</i> . .	листья молодые	11,9	5,19
<i>Abies nobilis</i> . .	" "	23,3	5,27
<i>Pinus silvestris</i> .	" "	20,0	5,47
" "	листья двулетние	30,5	7,50
<i>Picea excelsa</i> . .	" "	32,5	7,32
<i>Abies nobilis</i> . .	" "	33,3	5,71
<i>Taxus baccata</i> .	" "	35,0	5,61
Лиственные.			
<i>Robinia Pseud-acacia</i>		51,7	21,18
<i>Betula alba</i> . . .		62,2	11,25
<i>Tilia parvifolia</i> .		82,4	12,49
<i>Fagus silvatica</i> .		100,0	5,86

Из этих данных видно, что увеличение концентрации хлорофилла выше некоторого предела вызывает как у хвойных, так и у лиственных пород падение энергии фотосинтеза. Если вычислить продуктивность работы листа на одно и то же количество хлорофилла, то оказывается, что молодые, еще не вполне позеленевшие листья разлагают CO_2 более энергично, чем листья взрослые.

Приведем для иллюстрации несколько цифр из наших опытов.

	Возраст листьев.	Концентрация хлорофилла в %	Максимальн. энергия фотосинтеза на 100 един. хлорофилла.
<i>Abies nobilis</i> . .	листья очень молодые	8,0	27,3
" "	листья молодые	23,3	22,6
" "	листья 2-летние	33,3	17,1
<i>Picea excelsa</i> . .	листья молодые	11,9	43,6
" "	листья 2-летние	32,5	22,4
<i>Pinus silvestris</i> .	листья молодые	20,0	27,3
" "	листья 2-летние	30,5	24,6

Из этих данных видно, что для достижения максимальной энергии фотосинтеза при наиболее благоприятных условиях освещения и температуры, выгоднее та сравнительно слабая концентрация хлорофилла, которая наблюдается в молодых листьях, еще не достигших полного позеленения (рис. 18).

Совершенно такие же результаты были получены Вильштеттером и Штоллем (1918), которые, кроме молодых листьев, исследовали также расы *aurea* с желто-зелеными листьями и растения хлорозные. Приведем данные опытов, касающихся молодых листьев.

	Возраст листьев.	Количество хлорофилла в мг на 10 граммов свежих листьев.	Энергия фотосинтеза на единицу хлорофилла.
<i>Acer Pseudoplatanus</i> . . .	листья молодые	8,3	11,8
" "	" взрослые	40,0	5,2
<i>Tilia cordata</i> . .	" молодые	6,5	14,2
" "	" взрослые	28,1	6,6
<i>Laurus nobilis</i> .	" молодые	12,7	5,9
" "	" взрослые	21,2	3,7
<i>Taxus baccata</i> .	" молодые	13,8	4,7
" "	" взрослые	23,7	2,1

Особенно резко обнаружилось благоприятное влияние слабой концентрации хлорофилла в опытах с желто-зелеными расами, как это видно из следующих цифр.

	Р а с ы.	Количество хлорофилла в мг на 10 граммов свежих листьев.	Энергия фотосинтеза на единицу хлорофилла.
<i>Quercus Robur</i> .	зеленая раса	25,0	7,8
" "	желтая "	1,9	55,0
<i>Sambucus nigra</i>	зеленая "	22,2	6,6
" "	" "	23,5	6,2
" "	желтая "	0,81	120,0
" "	" "	0,94	103,0

Принимая во внимание это огромное различие в продуктивности желтых и зеленых рас, естественно сделать предположение, что большая продуктивность желтых рас обуславливается присутствием большего количества желтых пигментов. Сделанные Виль-

штеттером измерения показали, однако, что у желтых рас количество желтых пигментов не только не больше, а значительно меньше, чем у зеленых рас. У желтых рас только отношение зеленых пигментов к желтым уменьшается не в пользу хлорофилла. Так, например, в то время как у зеленой *Sambucus nigra* количество хлорофилла $a + b$ превосходит количество желтых пигментов в 4,83 раза, у желтой вариации оно составляет всего 0,28 количества желтых пигментов.

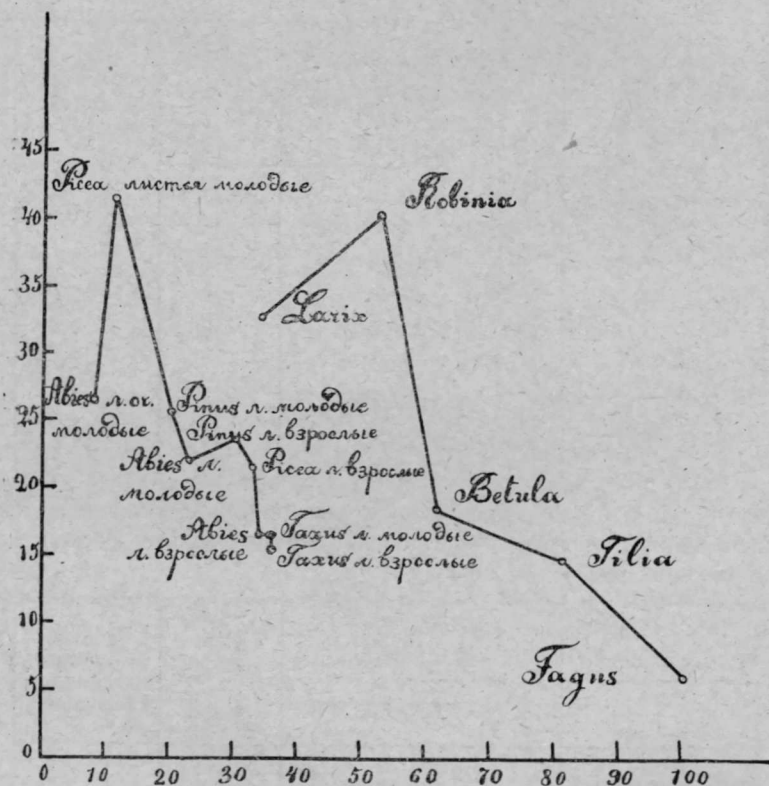


Рис. 18. Кривые максимальной энергии фотосинтеза на весовую единицу хлорофилла по Любименко. На оси абсцисс отмечены количества хлорофилла в 0/0.

У хлорозных листьев *Helianthus annuus* и *Zea Mays* Вильштеттер не нашел такого преимущества слабой концентрации хлорофилла, как у молодых листьев и бедных хлорофиллом рас.

При осеннем пожелтении листьев происходит постепенное уменьшение энергии фотосинтеза параллельно с уменьшением количества хлорофилла; однако, продуктивность пигмента и здесь оказывается выше при известной степени ослабления его концентрации, как это видно из следующих данных Вильштеттера и Штолля.

	Цвет листьев.	На 10 граммов свежих листьев.		Энергия фотосинтеза на единицу хлорофилла
		Количество хлорофилла в мг.	Количество CO_2 разлож. в 1 час. в г.	
<i>Acer Negundo</i>	ярко-зеленый	24,8	0,192	7,7
" "	зеленый	13,8	0,166	12,0
" "	почти желтый	2,9	0,016	5,5
<i>Tilia cordata</i>	ярко-зеленый	28,6	0,154	5,4
" "	светло-зеленый	15,0	0,166	11,1
" "	желтый	9,6	0,022	2,3

Что касается этиолированных растений, то по данным Ирвинга (1910) у них способность к фотосинтезу развивается позже появления хлорофилла и вообще заметной на глаз зеленой окраски. Вильштеттер и Штолль, напротив, нашли, что способность к фотосинтезу у этиолированных растений обнаруживается вместе с появлением хлорофилла. Однако, у осенних листьев способность к фотосинтезу может утратиться даже при обильном содержании хлорофилла, как это видно из следующего примера.

Л и с т ь я.	На 10 граммов свежих листьев.		Энергия фотосинтеза на единицу хлорофилла.
	Количество хлорофилла в мг.	Количество CO_2 разлож. в 1 час. в г.	
<i>Ampelopsis quinquefolia</i>			
Более молодой лист	12,7	0,100	7,9
Старый зеленый лист	12,9	0,012	0,9
Опавший зеленый лист . . .	9,8	0,004	0,4

На основании своих, быть может, ошибочных данных, Ирвинг высказал мысль, что, помимо хлорофилла, в фотосинтезе принимает участие еще какой-то неизвестный внутренний фактор, который в листе появляется позже хлорофилла.

Вильштеттер также признает наличие такого фактора, но высказывается уже более определенно, именно в том смысле, что на-ряду с хлорофиллом прямое участие в фотосинтезе прини-

мают еще особый фермент. Количество этого фермента достигает максимума у молодых листьев и затем оно уменьшается, и в этом уменьшении фермента главная причина того, что продуктивность пигмента падает у взрослых вполне позеленевших листьев. Вообще то несоответствие между концентрацией пигмента и энергией фотосинтеза, которое наблюдается у взрослых листьев, а также и у осенних листьев некоторых пород, по Вильштеттеру объясняется несоответствием между количеством пигмента и количеством фермента.

Выше мы высказали мысль, что уже из отношения фотосинтеза к температуре можно с большой вероятностью заключить о чередовании световых и темновых реакций в этом процессе. Весьма вероятной, далее, представляется мысль, что темновые реакции совершаются при помощи фермента. Однако, говорить о количественных соотношениях между ферментом и хлорофиллом и о зависимости энергии фотосинтеза от этого соотношения еще слишком рано; рано потому, что мы еще не знаем, может ли и должна ли энергия фотосинтеза быть строго пропорциональной количеству хлорофилла.

Не найдя этой пропорциональности в наших опытах, мы пытались объяснить это явление с биологической точки зрения. Лист, как биологический аппарат, приспособленный к определенной функции в изменчивых природных условиях освещения и температуры, не может быть приспособлен к наиболее благоприятному сочетанию этих двух важнейших факторов, сочетанию, которое вообще встречается редко. Напротив, он приспособлен к некоторому среднему освещению, и потому его пигментный аппарат оказывается сильнее, чем это было бы нужно, если бы в природе растение находило яркий свет полуденного солнца и высокую температуру. Благодаря сильному поглотительному аппарату, растение осуществляет фотосинтез и в пасмурную погоду, когда сила света слаба, а температура невысока. В этих условиях листья с малым запасом пигмента оказались бы мало продуктивными, как это явствует из наших опытов, а также из опытов Вильштеттера и Штолля. Если сравнить температурные коэффициенты взрослых и молодых листьев, то оказывается, что у молодых они ниже; так, например, у *Abies nobilis* температурный коэффициент, по данным наших опытов, возрастает вместе с возрастом листа в следующей пропорции:

Листья очень молодые	1,09
" " "	1,41
" " " 2-летние	1,55

Вильштеттер также отмечает, что молодые листья с малым содержанием хлорофилла слабо отзываются на повышение температуры и для успешной работы требуют очень яркого света.

Наличие внутреннего фактора, определяющего энергию фотосинтеза независимо от содержания хлорофилла, обнаруживается также в специфической работоспособности листьев разных видов растений. Нельзя не заметить, что для определения работоспособ-

ности необходимо найти то оптимальное сочетание содержания углекислого газа, напряженности света и температуры, при котором листья данного вида обнаруживают максимальную энергию фотосинтеза.

Из данных наших опытов выяснилось, что при одном и том же содержании углекислого газа (от 5 до 7%) максимальная энергия разложения этого газа достигается у разных видов при различных сочетаниях света и температуры, как это видно из следующих цифр.

	Количество хлорофилла в 1 грамме живых листьев в %	Максимальная энергия ассимиляции получается при комбинации.	
		Температура.	Сила света.
<i>Pinus silvestris</i>	30,5	35°	Лучи солнца 90°
<i>Picea excelsa</i>	32,5	35°	" " 45°
<i>Abies nobilis</i>	33,3	35°	" " 45°
<i>Taxus baccata</i>	35,0	30°	" " 45°
<i>Larix europea</i>	35,0	38°	" " 90°
<i>Robinia Pseudacacia</i>	51,8	35°	" " 90°
<i>Betula alba</i>	62,2	25°	" " 90°
<i>Tilia parvifolia</i>	82,4	30°	" " 45°
<i>Fagus silvatica</i>	100,0	35°	" " 45°

Из этих цифр видно, например, что у лиственницы максимальная энергия фотосинтеза достигается при самой высокой, а у березы — при самой низкой температуре из всех пород, которые требуют особенно яркого света. Из пород, требующих менее яркого света, оптимальная температура у тиса и липы — ниже, чем у остальных. Уже это специфическое отношение к температуре ясно показывает, что при определении максимальной работоспособности листа того или иного вида растения, нужно сначала опытным путем найти для него наиболее выгодную комбинацию трех указанных выше факторов. К сожалению, точных исследований в этом направлении еще не сделано, и потому мы лишены возможности привести соответствующий цифровой материал. Наиболее близкие к максимальной энергии фотосинтеза величины для сухопутных растений были получены в наших опытах с повышением температуры до 38° и в опытах Вильштеттера и Штолля — с повышением температуры до 30° С.

В следующей таблице мы приводим эти величины с оговоркой, что они являются лишь приближенными.

	Максимальная энергия разложения CO_2		
	Количество хлорофилла в 10 граммах свежего веса листьев		Количество CO_2 разложено 10 г. свежих листьев в 1 час в мг.
	в ‰	в мг.	
По данным Вильштеттера.			
<i>Pelargonium zonale</i> . . .	—	12,5	93
<i>P. peltatum</i>	—	8,2	119
<i>Populus pyramidalis</i> . . .	—	19,0	190
<i>Cucurbita Pepo</i>	—	17,5	213
<i>Fragaria vesca</i>	—	17,7	234
<i>Helianthus annuus</i> . . .	—	15,0	250
По данным Любименко.			
<i>Fagus silvatica</i>	100	—	117
<i>Abies nobilis</i>	33,3	—	114
<i>Taxus baccata</i>	35,0	—	124
<i>Picea excelsa</i>	32,5	—	146
<i>Pinus silvestris</i>	30,5	—	150
<i>Betula alba</i>	62,2	—	225
<i>Larix europea</i>	35,0	—	233
<i>Tilia parvifolia</i>	82,4	—	257
<i>Robinia Pseudacacia</i> . .	51,7	—	423

Из этих данных видно, что максимальная энергия фотосинтеза у нормальных зеленых листьев варьирует в весьма широких пределах у различных видов, при чем эти вариации не зависят от содержания хлорофилла. Из растений, исследованных Вильштеттером и Штоллем, наибольшей величины энергия фотосинтеза достигает у подсолнечника. В наших опытах особенно высокая энергия наблюдалась у робинии. Возможно, что если бы в опытах Вильштеттера температура была еще несколько повышена, то получились бы более высокие цифры.

Нельзя не заметить во всяком случае, что работоспособность листьев находится в известном соотношении с быстротой роста. Так, например, из наших опытов видно, что у хвойных пород более высокая энергия фотосинтеза наблюдается у сосны и лиственницы, отличающихся более быстрым ростом по сравнению с пихтой, елью

и тиссом. Точно так же и в группе лиственных пород наиболее высокой энергией фотосинтеза отличается робиния, обладающая самым быстрым ростом.

Таким образом, можно предполагать, что неизвестный пока внутренний фактор, определяющий энергию фотосинтеза наравне с хлорофиллом, участвует в реакциях превращения ассимилятов, ускоряя их переработку и удаление из пластиды. Но не невозможно также, что у различных видов растений темновые реакции фотосинтеза осуществляются различно, и гипотетический фактор принимает участие в этих реакциях, вследствие чего темп фотосинтеза варьирует, несмотря на тождество световых реакций.

В общем, как мы видим, внутренние условия фотосинтеза и до настоящего времени остаются мало изученными, а между тем в этой области можно ожидать наиболее интересных биологических отличий у различных видов растений.

Для оценки пластиды как физико-химического аппарата, весьма интересным представляется вопрос о количестве усваиваемой световой энергии по отношению к количеству поглощенной, т.-е. величина так называемого экономического коэффициента.

Нельзя не заметить с самого же начала, что определение этого коэффициента встречает очень большие, почти непреодолимые трудности при производстве опытов с живыми листьями. Почти непреодолимое препятствие экспериментатор встречает при учете количества света, поглощаемого одними пластидами. Дело в том, что объем пластид, заключенных в клетках ткани листа, составляет лишь небольшую долю общего объема листовой ткани.

Кроме того, и это самое главное, пластиды рассеяны в ткани листа, особенно в губчатой паренхиме, крайне неравномерно. Каждая пластида по существу представляет в смысле поглощения света самостоятельное тело, не только поглощающее, но и отражающее лучи во все стороны. Наконец, сама пластида построена сложно: поглощающими средами в ней являются не только пигменты, но также и сама белковая строма. С другой стороны, сама листовая ткань, именно ее бесцветные части, представляют не гомогенную среду, а очень сложную систему различной плотности сред. Благодаря сочетанию межклетников, наполненных воздухом, и клеток часто с искривленными оболочками, в губчатой ткани листа создаются условия для полного внутреннего отражения лучей. Это обстоятельство весьма сильно усложняет ход лучей внутри листа и вместе с тем оно является причиной того, что отдельные пластиды получают свет не только со стороны источника света, но и со всех сторон.

Учесть точно в таких условиях количество света, поглощаемого пластидами, а тем более их пигментной системой, совершенно не представляется возможным.

Некоторые попытки, сделанные в этом направлении, приходится трактовать как попытки очень приблизительного учета. Такова, например, попытка Тимирязева, который извлекал из исследуемых листьев хлорофилл и определял поглощение света спиртовым рас-

твором, делая соответствующий расчет на толщину и площадь листа. Он нашел, что у различных растений поглощение лучей колеблется в пределах от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{5}$ прямого солнечного света. Сам собой разумеется, что, после высказанных выше соображений, прием Тимирязева нельзя не признать весьма грубым уже по одному тому, что состояние пигмента в спиртовой вытяжке глубоко отлично от состояния его в живых пластидах.

Броун и Эскомб произвели непосредственное измерение лучистой энергии, поглощаемой листьями разных растений при помощи радиометра Каллендера, при чем были найдены следующие величины, если принять напряженность падающего света за единицу.

<i>Polygonum Weyrichii</i> . . . 0,647	<i>Petasites officinalis</i> . . . 0,728
<i>Helianthus annuus</i> . . . 0,686	<i>Senecio grandifolius</i> . . . 0,774
<i>Tropaeolum majus</i> . . . 0,700	<i>Negundo aceroides</i> . . . 0,787

У одного и того же растения, но у разных листьев колебания могут быть довольно значительны; так, например, у *Senecio grandifolius* величины поглощения колебались от 0,748 до 0,793.

Только что приведенные цифры имеют значение главным образом для оценки различия между листьями разных видов растений. Но эти различия недостаточно ясно выступают, так как авторы не учитывали отраженного листьями света, количество которого без сомнения должно сильно изменяться в зависимости от анатомического строения листа.

Броун и Моррис пытались также определить соотношение между поглощением света бесцветными частями листа и поглощением хлоропластами. С этой целью они сравнивали поглощение света белых и зеленых участков в пестрых листьях *Acer Negundo*, при чем оказалось, что в то время как белая ткань пропускает 25,5% падающего света, зеленая пропускает 21,3% падающего света. Таким образом, зеленые пластиды поглощают всего 4,2% общего количества падающего света или 16,5% количества света, пропускаемого белыми частями листа.

Так как, однако, авторы не учитывали количества отраженного света, которое для белого листа должно быть несравненно больше, чем для зеленого, то приведенные цифры отнюдь не могут характеризовать действительного поглощения света зелеными пластидами.

Учитывая одновременно количество разложенного CO_2 и исходя из теоретических расчетов о количестве энергии, необходимой для образования гексозы из CO_2 и H_2O , Броун и Моррис определили также количество энергии, употребляемой на синтез органического вещества. Приведем данные одного опыта с *Helianthus annuus*.

	Количество энергии в %/о.
Использованной для фотосинтеза	0,66
„ испарения воды	48,39
Пропущенной листом	31,40
Выделенной в форме тепла	19,55
	100,00

Таким образом, количество использованной листом энергии составляет всего 49,05% количества падающей, при чем только ничтожная доля ее идет на фотосинтез.

Для других растений были получены более высокие величины, как видно из следующих цифр:

	Количество использованной для фотосинтеза энергии в %/о от количества падающей.
<i>Polygonum Weyrichii</i>	от 0,42 до 1,66
<i>Tropaeolum majus</i>	„ 0,78 „ 1,34
<i>Petasites albus</i>	„ 1,14 „ 1,28

Таким образом, основываясь на данных названных авторов о поглощении света пластидами, мы видим, что количество действительно используемой энергии в фотосинтезе лишь в редких случаях превышает $\frac{1}{3}$ количества поглощенной. Совершенно другим путем подходил к решению этого вопроса Детлефсен (1888). Он определял количество поглощенной листом энергии в токе воздуха без CO_2 и в токе с CO_2 , рассчитывая, что лист, производящий работу фотосинтеза, будет поглощать энергии больше, чем лист, не производящий этой работы. Этим методом также были получены очень низкие цифры; так, оказалось, что количество использованной в фотосинтезе энергии составляет от 0,32 до 1,07% падающей.

Наконец, Пуриевич произвел учет количества используемой для фотосинтеза энергии по привесу сухого вещества в листе (метод половинок Сакса) и увеличению теплоты горения. Работа эта интересна в том отношении, что автор решил определить все искомые величины прямым опытом, что без сомнения имеет много преимуществ. В результате опытов оказалось, что у *Acer platanoides* количество использованной для синтеза энергии составляет от 0,60 до 2,70%, а у *Polygonum sacchalinese* — от 1,10% до 7,7% количества падающей; у *Saxifraga cordifolia* — 5%, а у *Helianthus annuus* — 4,5%.

Рассматривая результаты своей работы как данные ориентировочного характера, Пуриевич обращает внимание на то, что количество используемой энергии у одного и того же растения может варьировать и действительно варьирует в зависимости от условий опыта. Оказывается, что чем дольше длится опыт, тем меньше % использованной энергии; точно так же этот процент уменьшается, когда сила света возрастает. Выше мы уже видели, как сложна зависимость энергии разложения углекислого газа от содержания углекислого газа, температуры и силы света. Зависимость эта без сомнения должна отражаться также и на величине экономического коэффициента. Поэтому понятно, что истинная работоспособность пластиды, как физико-химического аппарата, может быть определена только при оптимальном сочетании всех

привходящих факторов. Только измеривши точно количество поглощаемой пластидой энергии и количество продукта, вырабатываемого при наиболее благоприятных условиях, внешних и внутренних, можно будет судить о совершенстве или несовершенстве хлоропласта, как рабочей машины.

С методической точки зрения представляют интерес данные Крашенинникова, который нашел, что привес сухого вещества, определяемый по методу Сакса, далеко не совпадает с привесом, который может быть вычислен по количеству поглощенного углекислого газа и соответственному количеству образовавшихся углеводов.

Так, если мы примем, что продуктом фотосинтеза является тростниковый сахар, то на каждый грамм поглощенного углекислого газа привес должен быть равен 0,64 грамма. Между тем в действительности Крашенинников нашел следующие средние величины:

Бамбук	0,60	Липа	0,74
Лавровишня	0,60	Табак	0,68
Сахарный тростник	0,67		

Точно так же значительные колебания наблюдаются в отношении между прибылью энергии в калориях, определяемой по теплоте горения, и количеством разложенного углекислого газа. По данным Крашенинникова это отношение равно:

Табак	2,2	Бамбук	3,4
Лавровишня	2,3	Липа	3,6

Мы видим таким образом, что вопрос об энергетике фотосинтеза еще не вышел из стадии предварительных разведочного характера исследований.

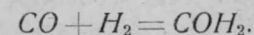
Еще менее имеем мы положительных данных о химизме фотосинтеза, и вместе с тем вряд ли можно найти такое количество чистых гипотез в другой области, какое мы находим здесь.

Построение гипотез началось со времен Либиха (1843), который сделал предположение, что первичным продуктом фотосинтеза являются кислоты жирного ряда. Затем открытие Бутлерова (1861), показавшее, что продукты конденсации формальдегида обладают свойствами сахара, дало толчок развитию гипотез, по которым первым продуктом фотосинтеза должен быть формальдегид.

Существенную поддержку эти гипотезы получили благодаря чисто химическим исследованиям, которые показали, что формальдегид может быть получен из углекислого газа и воды вне организма в обычных условиях химических превращений. Однако, еще до того времени, когда эти исследования были произведены с достаточной полнотой, Байер (1870), опираясь на открытие Бутлерова, высказал гипотезу, которая утвердилась в ботанической литературе и дала повод для целой серии работ.

Отвергая представление, что органические кислоты являются первым продуктом фотосинтеза, Байер указывает на химическое сходство хлорофилла с гемоглобином крови и допускает у хлоро-

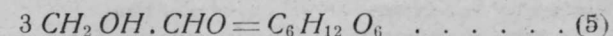
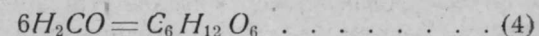
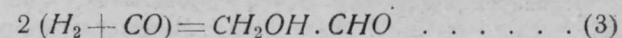
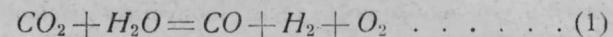
филла способность присоединять окись углерода. По мнению Байера, при действии света углекислый газ в присутствии хлорофилла разлагается на окись углерода и кислород; кислород выделяется, а окись углерода присоединяется к хлорофиллу. Дальнейшая редукция окиси углерода требует лишь присутствия водорода и может идти по формуле



Полученный таким путем формальдегид затем может сравнительно легко дать углевод путем конденсации.

Опираясь на работы Брода, Бертелло и некоторых других химиков, Лёб (1906) произвел ряд превращений CO_2 , применяя в качестве источника энергии тихий электрический разряд.

Комбинируя углекислый газ, водород и воду, Лёб получил не только формальдегид, но также гликольальдегид $CHO \cdot CH_2OH$, который легко может быть конденсирован в гексозу. По мнению Лёба, синтез углеводов мог бы идти по схеме Байера, в которую следует внести некоторые изменения, выражаемые следующими уравнениями.



Вместо электричества в качестве источника энергии можно применить ультрафиолетовые лучи. Этим методом Бертелло и Гидеман (1910) осуществили реакцию между CO и H_2 и получили формальдегид.

Стоклаза (1911—1912) с своими сотрудниками также произвел ряд опытов с применением ультрафиолетовых лучей и получил из углекислого газа и водорода *in statu nascendi* в присутствии едкого калия — сахар.

Наконец, Эшер и Пристлей (1911), расширяя и развивая опыты Баха (1898), разлагали водный раствор углекислого газа двумя способами: действием лучей и эманации радия и освещением ультрафиолетовыми лучами. В качестве продукта был найден формальдегид большей частью в полимерной форме. Если принять, однако, во внимание, что по данным Кернбаума (1909) вода при действии β -лучей и ультрафиолетовых лучей разлагается с образованием водорода и перекиси водорода, то нельзя не признать, что опыты Эшера и Пристлея включают мало нового по сравнению с опытами их предшественников.

Наконец, можно упомянуть также, что Мор и Уэбстер получили следы формальдегида из углекислого газа при действии ультрафиолетовых лучей и солнечных лучей в присутствии коллоидных гидратов урана и железа в качестве сенсibilизаторов.

Нельзя не заметить во всяком случае, что все эти чисто химические работы, весьма интересные сами по себе, ни на шаг не приближают нас к уяснению тех процессов, которые совершаются в живой ткани растения.

В настоящее время вряд ли есть необходимость доказывать, что, применяя лучистую энергию, можно разложить такие прочные вещества, как вода и углекислый газ. С биологической точки зрения упомянутые выше химические исследования интересны главным образом потому, что они показали возможность образования формальдегида, который конденсируется в продукты, сходные с сахарами. Сахаристые продукты, однако, *in vitro* получаются из формальдегида обыкновенно только при высокой температуре и в щелочной среде, т.-е. в условиях, существенно отличных от тех, которые господствуют в живой клетке.

Таким образом, если допустить, что углекислый газ претерпевает в зеленой клетке превращение, сходное с наблюдаемым *in vitro*, то необходимо также допустить наличие специального, быть может энзиматического процесса конденсации его в сахар.

Как бы то ни было, гипотеза Байера послужила исходным положением для целого ряда работ, давших, однако, либо спорные, либо отрицательные результаты. Многократно повторенные опыты с окисью углерода ясно показали, что это соединение не ассимилируется зеленым растением, как можно было бы ожидать, если бы фотосинтез совершался по схеме Байера.

Затем были предприняты поиски формальдегида в растении, который в качестве промежуточного первичного продукта должен накапливаться хотя бы и в малом количестве в зеленой ткани после действия света.

Положительные данные, полученные Полаччи (1899 — 1907), Графе (1906), Кимфлином (1907) и Гиббсоном (1908), были, однако, лишены всякого значения работами Куртиуса и Францена (1912), Фикке (1913) и Спера (1913). Оказалось, что формальдегид в малых дозах может образоваться в растении при самых разнообразных химических превращениях без всякого отношения к фотосинтезу. Спер, исследуя суккулентные растения, показал, например, что формальдегид может образоваться на свету из яблочной, гликолевой и уксусной кислот. Поэтому нахождение формальдегида в растении, точно так же, как и нахождение муравьиной кислоты, не может служить опорой для гипотезы Байера; по той же причине не могут служить опорой этой гипотезе и данные Лёва (1889) и Бокорни (1888 — 1911), которые стремились доказать, что *Spirogyra* может образовать крахмал на счет формальдегида, точно так же и работы Графе (1909 — 1911) и мисс Бекер (1913); последние авторы, применяя очень слабые дозы

формальдегида, нашли, что он усваивается зелеными растениями на свету и действует ядовито в темноте. Спер, однако, показал, что пары формальдегида в смеси с воздухом быстро окисляются в муравьиную кислоту при действии света. Усвоение же муравьиной кислоты скорее говорит в пользу кислотной гипотезы фотосинтеза, чем гипотезы Байера. Наконец, Шрайверу (1910) пришла удачная мысль поискать формальдегида в самом хлорофилле; полученные им положительные данные, однако, оспариваются Вильштеттером и Штоллем, которые доказали, что в чистых препаратах хлорофилла формальдегида нет.

Неоднократно предпринимались также попытки осуществить фотосинтез с препаратами хлорофилла, выделенного из растений, или с убитыми растениями. К наиболее смелым заключениям на основании таких попыток пришли Эшер и Пристлей. По их мнению, фотосинтез совершенно не связан с жизненностью протоплазмы и деятельностью энзим. Образование формальдегида на свету происходит на счет хлорофилла у растения убитого кипячением или же на счет хлорофилла, выделенного и осажденного в желатиновой пленке. Нормальными продуктами фотосинтеза являются формальдегид и перекись водорода, при чем последняя в растении разлагается каталазой.

Работы Эшера и Пристлея произвели известное впечатление в кругах химиков; однако, вскоре же они встретили суровую критику и критическую экспериментальную проверку. Опирируя с чистыми препаратами хлорофилла, Вильштеттер и Штолль не нашли формальдегида в числе продуктов разложения хлорофилла на свету в присутствии углекислого газа.

Мы не будем останавливаться на большом числе других предположений и гипотез, разбросанных в химической и ботанической литературе, так как ни одно из них не подвинуло ни на шаг наши знания о химизме фотосинтеза. Упомянем только о догадках Крато, Зигфрида и Вант-Гоффа, так как в них заключаются исходные пункты для экспериментальной проверки.

По мысли Крато (1892), углекислый газ вступает в реакцию в форме ортоугольной кислоты, и первым продуктом фотосинтеза должно быть фенольное соединение. Здесь мы видим попытку связать образование углеводов в зеленом листе с образованием белков. Нужно заметить, что вопрос о влиянии света на синтез белков в зеленом листе сравнительно слабо изучен. Тот несомненный факт, что растение способно синтезировать белки из углеводов и нитратов в отсутствии света, обесценивает значение этого фактора. Тем не менее, имеются определенные указания, на основании которых стимулирующее действие на синтез белков не подлежит сомнению.

Кроме того, в новейшей работе Варбурга и Негелеона доказано, что зеленые клетки *Chlorella pyrenoides* способны восстанавливать на свету нитраты. Варбург приписывает эту восстанавливающую способность хлорофильному зерну. Таким образом

намечается путь для поисков объединения синтеза углеводов с превращениями, сопровождающими синтез белков. В том же направлении, по крайней мере отчасти, идет и мысль Зигфрида (1905), который изучал действие углекислого газа на аминокислоты и белки и пришел к выводу, что при этом образуются карбаминовые кислоты и карбаминаты. По его мнению, этот факт может быть использован и в физиологии растений, так как хлорофилл тесно связан с белками пластид. Если углекислый газ образует в растении карбаминовые группы, то его поглощение таким путем должно усиливаться, и вопрос о разложении углекислого газа должен быть формулирован как вопрос о разложении карбоновых кислот.

Наконец, Вант-Гофф (1898), опираясь на обратимое действие энзим, высказал предположение о возможной связи между дыханием и фотосинтезом. Если, — говорит он, — зимаса может разлагать глюкозу на углекислый газ и спирт, то быть может при известных условиях она может производить синтез глюкозы из углекислого газа и спирта.

Принимая во внимание, что образование органических кислот представляет нормальный процесс в ткани зеленых растений, и что кислоты эти являются производными углеводов в процессе дыхания, теоретически можно представить обратное течение реакций.

К сожалению, физиология образования и разрушения кислот в теле растения в связи с фотосинтезом еще очень слабо освещена экспериментально, а потому и догадка Вант-Гоффа остается не подкрепленной какими-либо опытными данными. В 1918 г. вышло крупное сочинение Вильштеттера и Штолля, авторы которого поставили себе прямую задачу выяснить, насколько это возможно при современном положении наших знаний, химизм фотосинтеза. Выше уже были указаны все те неудобства в смысле изучения химических процессов, которые неразрывно связаны с экспериментированием над живой тканью листа. Экспериментатор вынужден считаться с очень сложным комплексом условий, так или иначе влияющих на работу пластиды. Понятны поэтому усилия, начавшиеся еще со времен Буссенго, освободиться от осложняющих условий живой ткани и осуществить фотосинтез *in vitro*, вне живого организма.

Все эти усилия, однако, не привели к сколько-нибудь осязаемым результатам. Не перечисляя отдельных многочисленных работ, укажем только, что те следы фотосинтеза, которые были констатированы в выжатом, заключающем хлоропласты, соке растений, или препаратах, приготовленных из высушенных листьев, были только следами работы аппарата перед окончательным его разрушением.

Общий вывод, который можно сделать на основании всех относящихся сюда работ, сводится к экспериментальному подтверждению необычайно высокой чувствительности фотосинтетического аппарата по отношению ко всякого рода внешним воздействиям.

Та легкость, с которой пластида переходит в недеятельное состояние, резко отрицательное отношение к наркотикам, весьма выпукло подчеркивают эту исключительную чувствительность пластиды по сравнению с аппаратом дыхания и вместе с тем подают мало надежды на скорое осуществление фотосинтеза *in vitro*, хотя бы в такой мере, в какой это удалось для брожения и дыхания.

С этой точки зрения большой интерес представляют работы Вильштеттера и Штолля, которые в результате многочисленных опытов пришли к выводу, что мы еще очень далеки от осуществления фотосинтеза вне живой клетки и что еще не настало время для опытов искусственной ассимиляции с выделенным из ткани хлорофиллом.

Что касается различных гипотез о химизме фотосинтеза и в особенности гипотезы Байера, то названные авторы определенно пришли к отрицательным результатам. Признавая теоретически, что образование формальдегида в качестве первичного продукта наиболее отвечает газовому коэффициенту фотосинтеза, они практически, однако, не могли обнаружить его присутствия. Обсуждая отрицательные результаты своих опытов, они вынуждены сознаться, что эти опыты ценны по крайней мере в одном отношении: они очищают поле от той иллюзорной жатвы, которая выросла на почве недостаточно проверенных данных других ученых.

Помимо этих отрицательных результатов, в работах Вильштеттера и Штолля имеются также и положительные данные, которые могут быть использованы для дальнейших исследований.

Во-первых, еще раз была подтверждена высокая чувствительность фотосинтетического аппарата к внешним воздействиям. Способность к фотосинтезу уничтожается не только при растирании зеленой ткани, но даже при простом прессовании, когда межклетники листа наполняются соком. В справедливости этого последнего указания мы убедились лично путем целого ряда опытов с разными растениями; правда, следы фотосинтеза после прессования нам удавалось констатировать у листьев *Lappa tomentosa*, *Urtica dioica* и некоторых других растений; однако, это были только следы, которые можно было приписать сохранившимся клеткам. Точно так же действует и замораживание, если растение вымерзает; при оттаивании листа наблюдается полное отсутствие фотосинтеза.

Все эти опыты дают основание думать, что действие фотосинтетического аппарата тесно связано с определенным состоянием коллоидов, которое при отмирании растения нарушается — либо механически, либо химически — веществами клеточного сока.

Безрезультатными оказались у Вильштеттера и Штолля также опыты осуществить фотосинтез в смеси из массы растертых листьев и коллоидного раствора чистых препаратов хлорофилла.

Напротив, при осторожном высушивании листьев при обыкновенной температуре, необходимое для фотосинтеза состояние коллоидов удается сохранить. Так, например, в одном опыте с *Pelargonium peltatum* листья продолжали нормально разлагать углекислый газ,

несмотря на потерю 30% воды; в другом опыте, когда был осторожно снят нижний эпидермис, листья продолжали разлагать углекислый газ, несмотря на потерю 70% своего веса.

Таким образом, положительный результат, полученный Молишем в опытах с высушенными листьями, можно объяснить сохранением нормального состояния коллоидов у некоторой части пластид.

Повторяя опыты Молиша с высушенными листьями бузины, Вильштеттер и Штолль не обнаружили фотосинтеза, но нашли, что смоченный водой порошок листьев поглощает углекислый газ.

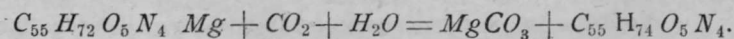
Нужно заметить, что поглощение углекислого газа различными частями растений было уже давно отмечено в ботанической литературе, при чем эти показания были подтверждены Бородиным целым рядом опытов с семенами. Явление это, однако, не было отмечено для листьев и не было поставлено в связь с фотосинтезом.

Вильштеттер и Штолль нашли, что сухой порошок листьев не поглощает CO_2 ; поглощение газа начинается только после смачивания водой, при чем оно может достигнуть 0,3% сухого веса листьев. Поглощение CO_2 происходит независимо от света.

Живые листья также весьма энергично поглощают CO_2 , при чем, как показало сравнение листьев нормальных зеленых и золотистых рас бузины и вяза, величина поглощения не зависит от количества хлорофилла в листе. Поглощение зависит от температуры, при чем оно уменьшается с повышением температуры; так, например, при 5°C поглощается вдвое большее количество CO_2 , чем при 25°C.

Вильштеттер и Штолль предполагают, что поглощаемый CO_2 соединяется химически с неизвестным веществом или веществами листа и образует легко диссоциирующееся соединение. Образование такого соединения может происходить в протоплазме по схеме Зигфрида, при чем образовавшееся соединение может служить промежуточным звеном между CO_2 воздуха и хлорофиллом.

Чистые препараты хлорофилла в молекулярных растворах не соединяются с CO_2 ; напротив, в водном коллоидальном растворе хлорофилл разлагается при действии CO_2 , при чем в данном случае действует уже не ангидрид, а угольная кислота, которая отнимает магний по уравнению

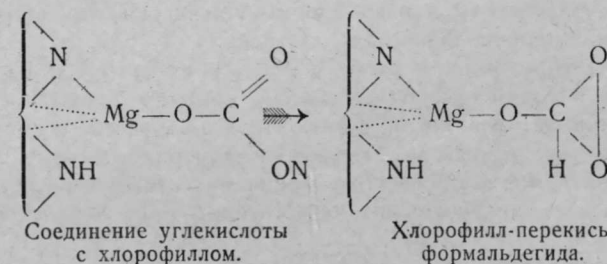


Разложению хлорофилла, однако, предшествует образование промежуточного соединения хлорофилла с углекислотой, которое легко диссоциируется. По мнению Вильштеттера это соединение образуется на счет одной из связей, которыми магний связан с азотом; в спиртовом растворе оно легко диссоциируется на хлорофилл и CO_2 ; в водном коллоидальном растворе обычно наступает разложение на феофитин и карбонат или бикарбонат магния.

Основываясь на этих данных, Вильштеттер и Штолль приходят к выводу, что хлорофилл в фотосинтезе играет роль хи-

мического агента, что он соединяется с углекислотой или с каким-нибудь ее производным без изменения хромофорной группы атомов, и, следовательно, без изменения своих оптических свойств. С другой стороны, принимая во внимание, что энергия фотосинтеза не пропорциональна количеству хлорофилла, можно предположить участие в процессе особого энзима, который разлагал бы соединение хлорофилла с углекислотой.

По мнению Вильштеттера, соединение углекислоты с хлорофиллом под влиянием света претерпевает внутреннюю изомеризацию, в результате которой получается группировка атомов, соответствующая перекиси формальдегида, как видно из следующих формул:



Отделение кислорода от перекиси формальдегида может идти постепенно таким образом:



После отделения первого атома кислорода получается кислый продукт (муравьиная кислота), который не может отделиться от хлорофилла без его разложения, чего во время фотосинтеза не происходит; промежуточный продукт должен оставаться в соединении с хлорофиллом до тех пор пока не будет выделен второй атом кислорода, после чего образуется формальдегид; последний не может соединиться с хлорофиллом, как показали специальные опыты, и потому вслед за его образованием должно происходить и его отделение. Дальнейшая конденсация формальдегида уже не требует приложения энергии.

Отделение кислорода из перекиси формальдегида должно происходить при участии энзима, сходного с каталазой.

Таковы вкратце ход мыслей и гипотеза о химизме фотосинтеза, которые мы находим в работе Вильштеттера и Штолля.

Против этой гипотезы, однако, говорит факт отсутствия малейших следов формальдегида в ассимилирующем листе, факт, на котором настаивают сами названные авторы.

Не совсем понятным представляется, почему углекислота соединяется с препаратами извлеченного хлорофилла только в водном коллоидальном растворе. Этот пункт Вильштеттер оставляет без всякого теоретического или экспериментального освещения.

Между тем, если принять во внимание новейшие показания Штерна, что хлорофилл в коллоидальном водном растворе совершенно не флюоресцирует, а в хлоропластах флюоресцирует, то опять возникают сомнения, можно ли отождествлять процессы присоединения углекислоты к извлеченному коллоидальному хлорофиллу с процессами, происходящими в пластидах.

Как бы то ни было, в работах Вильштеттера и Штолля мы впервые находим экспериментальную попытку доказать, что хлорофилл принимает участие в фотосинтезе в качестве химического агента. Этим же авторам мы обязаны и экспериментальным доказательством того, что хлорофилл во время интенсивной работы листа не претерпевает никакого, ни качественного, ни количественного изменения.

Последний результат можно было бы истолковать в пользу старых представлений, согласно которым хлорофилл играет роль сенсibilизатора, т.е. чисто физического передатчика лучистой энергии.

Вся химическая работа совершается в белковой строке пластиды между веществами, слабо поглощающими свет; хлорофилл же собирает световую энергию и передает ее этим веществам. Тимирязев, пропитывая желатиновую пленку хлорофиллом, доказал, что он действительно может сделать серебряные соли, не поглощающие красных лучей, чувствительными также к этим лучам.

Этому представлению, однако, противоречат современные данные фотохимии, согласно которым сенсibilизатор не остается индифферентным к свету, но сам претерпевает определенное химическое изменение. Кроме того, в качестве сенсibilизаторов могли бы служить также желтые пигменты; между тем, как указано выше, пластиды этиолированных растений, богатые желтыми пигментами, а также хромопласты совершенно лишены способности производить фотосинтетическую работу. По данным Вильштеттера и Штолля, у золотисто-желтой расы *Sambucus nigra* исключение синих и фиолетовых лучей, поглощаемых желтыми пигментами, совершенно не отражается на энергии фотосинтеза.

Таким образом, нельзя не сознаться, что несмотря на массу потраченного труда и остроумия, химическая сторона фотосинтеза остается для нас почти столь же загадочной, как она была во времена Сенебье и Соссюра. Мы не будем здесь разбирать чисто спекулятивных построений о роли хлорофилла, которому приписывалось то чисто защитное значение (гипотеза экрана Прингсгейма), то значение фабрики красных лучей (Цвет и другие),

просто потому, что все эти построения лишены экспериментального фундамента.

Центр тяжести будущих исследований очевидно будет перенесен на физико-химическую структуру самой пластиды. Только тогда, когда будет точно выяснено состояние пигмента в пластиде и характер его связи с белковой строкой, можно будет надеяться на планомерное систематическое изучение различных фаз фотосинтеза и отдельных слагающих его реакций.

ГЛАВА IX.

Биология фотосинтеза. — Основные приспособления к фотосинтезу. — Вторичные приспособления к внешним факторам в природных условиях. — Явления приспособленности.

Как видно из предшествующего очерка, утилизация световой энергии вызвала у растения построение специального клеточного органита в виде пластиды, заключающей определенную систему цветных веществ. Если эта система служит собирателем солнечных лучей, то естественно возникает вопрос, почему хлорофилл, являющийся основным пигментом для фотосинтеза, имеет в проходящем свете зеленый цвет, почему он вообще не поглощает более или менее равномерно все видимые лучи. С точки зрения утилизации света, для растений было бы выгоднее, если бы пигменты пластид были черного цвета, т.е. поглощали бы равномерно все видимые лучи спектра. Вопрос этот очень старый, и в сущности он был главной причиной того многочисленного ряда работ, которые имели целью определение энергии фотосинтеза в различных лучах спектра. Исходя из аксиомы, что в организме все должно быть целесообразно, мысль биологов все время искала и продолжает искать разрешения этого вопроса. Очень много внимания ему уделил, между прочим, Тимирязев, который пытался поставить спектр поглощения хлорофилла в связь с распределением энергии в видимом спектре солнца.

Нельзя не заметить, однако, что в природных условиях растение встречает не только крайне изменчивую напряженность, но также и изменчивый спектральный состав света. Прежде чем дойти до пластиды, луч солнца проходит через толщу атмосферы, величина которой меняется в зависимости от положения солнца над горизонтом. Кроме того, присутствие паров воды, облаков и пыли чрезвычайно осложняет поглощение атмосферой лучей различной длины волны. Еще более оно осложняется для подводных растений, к которым доходит свет, прошедший через более или менее толстый слой воды, которая в свою очередь может быть более или менее мутной в зависимости от примеси взвешенных частиц.

Об изменчивости спектрального состава прямых лучей солнца в зависимости от высоты его над горизонтом могут дать представление следующие цифры.

Напряженность монохроматического света.

Угол стояния солнца.	90°	30°	19,3°	14,3°	11,3°	9,3°	8,3°	7,3°	0°
Длина волн в μ									
A — 759	0,95	0,91	0,86	0,81	0,77	0,74	0,71	0,66	0,107
D — 589	0,87	0,75	0,65	0,57	0,49	0,43	0,37	0,32	0,001
F — 486	0,74	0,54	0,40	0,30	0,22	0,16	0,12	0,09	0,00
H — 396	0,51	0,25	0,13	0,07	0,03	0,02	0,01	0,00	0,00
Напряженность всех видимых лучей солнца	1,00	0,84	0,70	0,59	0,42	0,30	0,26	0,21	0,002

Из этих данных мы видим, что спектральный состав прямых солнечных лучей весьма существенно изменяется в зависимости от высоты стояния солнца над горизонтом; по мере приближения солнца к горизонту, свет все более и более обедняется синими и фиолетовыми лучами (рис. 19).

По приблизительным подсчетам Уршпрунга, когда солнце находится в зените, то в поглощении света зеленым листом обнаруживается два максимума: один — между фраунгоферовыми линиями B и C, а другой — у линии F, причем максимум у F выше максимума между B и C. При угле стояния солнца над горизонтом в 30° максимум у F становится равным максимуму между B и C; при более низком стоянии максимум у F становится уже меньше максимума между B и C и при закате солнца он совершенно исчезает.

Но в природных условиях растению, вообще говоря, приходится чаще всего использовать диффузный свет, отраженный либо от облаков, либо от частиц воздушной атмосферы. Спектральный состав этого света существенно отличается от состава прямых лучей солнца в том отношении, что здесь преобладают лучи с короткой волной, как это видно из следующих цифр.

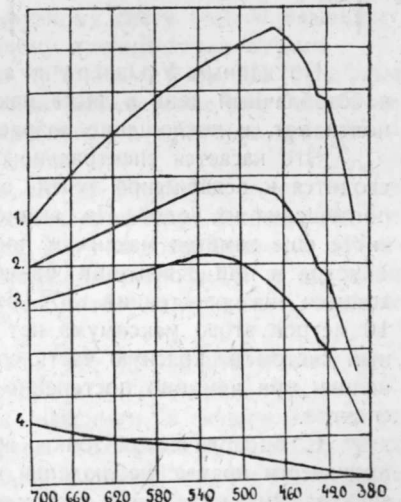


Рис. 19. Кривые энергии лучей солнечного спектра по Абботу и Фоулю. 1 — на границе земной атмосферы. 2 — по земной поверхности при высоте солнца над горизонтом на 60°; 3 — то же при 53°10'; 4 — то же при 7°.

Относительная напряженность монохроматических лучей
в диффузном свете.

Линии Фраунгофера.	Длина волны в μ .	Напряженность.
A красные	759	1,00
B "	686	1,51
C "	656	1,82
D желтые	589	2,80
E зеленые	526	4,37
b "	518	4,72
F синие	486	6,04
G фиолетовые	430	9,78
H "	396	13,59

По данным Уршпрунга, при освещении диффузным светом в безоблачный день в листе максимума поглощения между *B* и *C* почти нет, и поглощение возрастает к фиолетовому концу спектра.

Что касается спектрального состава света в воде, то отличие сводится к ослаблению лучей с более длинной волной вследствие поглощения их водой. По вычислениям Уршпрунга, в зеленом листе еще заметен максимум поглощения между *B* и *C* на глубине 1 метра и при освещении прямыми лучами солнца, когда оно находится на расстоянии 30° от горизонта; но уже на глубине 10 метров этого максимума нет вовсе. При освещении же диффузным светом на красную часть спектра приходится минимум поглощения, при чем оно постепенно возрастает к фиолетовому концу спектра.

С биологической точки зрения было бы крайне интересно произвести прямые наблюдения над поглощением различных лучей спектра живым зеленым листом в природных условиях. Такие наблюдения, произведенные для более или менее длинного промежутка времени, дали бы более определенный ответ на вопрос о том, какими лучами по преимуществу приходится работать листу в естественных местообитаниях растений.

На основании приведенных выше данных о спектральном составе солнечного и диффузного света можно предполагать, что в действительности растениям, и особенно подводным, приходится чаще использовать лучи более преломляемой половины спектра.

Быть может, в этом именно направлении у зеленых растений выработалась даже специальная приспособленность к использованию синих и фиолетовых лучей. В пользу такого предположения говорят, по крайней мере, наши опыты с выращиванием растений в цветном свете, а также опыты Уршпрунга с образованием крах-

мала в спектре. Из данных Уршпрунга совершенно ясно выступает тот факт, что образование крахмала при продолжительных опытах раньше всего наступает именно в красных лучах между линиями *B* и *C* на месте первой полосы поглощения хлорофилла; вместе с тем оно в этих же лучах раньше всего и прекращается вследствие инактивирования хлоропластов, как думает Уршпрунг. Точно так же в наших опытах с выращиванием растений оказалось, что прирост сухого веса в красных лучах слабее, чем в синих и фиолетовых.

Весьма возможно, что в процессе приспособления к природным условиям освещения растение приспособилось использовать красные лучи, избыточные в прямом солнечном свете, лишь в относительно краткие промежутки времени. При более длительном искусственном освещении этими лучами использование их оказывается менее выгодным за недостатком приспособления к такому одностороннему спектральному составу света. Лучи синие и фиолетовые более выгодны, быть может, потому, что растение приспособилось к более длительному диффузному свету, преобладающему в природных условиях и избыточному именно этими лучами.

Произведенные нами недавно (Любименко, 1923) опыты дают основание предполагать, что типичные световые растения более приспособлены к использованию красного, а типичные теневые — к использованию синефиолетового света.

Такое приспособление, однако, могло развиваться лишь исходя из существующих оптических свойств хлорофилла и спектрального состава света в природных условиях. Но оно совершенно не объясняет характера избирательного поглощения хлорофилла, и особенно того факта, что этот пигмент весьма слабо задерживает зеленые лучи.

Представление Тимирязева, что спектр поглощения хлорофилла отвечает распределению энергии в солнечном спектре, совершенно несостоятельно, так как максимум в видимом спектре солнца на границе земной атмосферы находится в зеленых лучах (по данным Ланглея — около $\lambda 550$, по данным Вильсинга — даже около $\lambda 482 \mu$), энергия которых остается высокой и в прямом солнечном, и в диффузном свете. Поэтому потеря этих лучей, вследствие слабого поглощения их хлорофиллом, никак не может быть объяснена с точки зрения целесообразности. Так как, с другой стороны, во всех видимых лучах спектра, а также в ультрафиолетовых и ультракрасных, растение может разлагать углекислый газ, то неравномерность поглощения разных лучей никак нельзя объяснить с точки зрения целесообразного использования световой энергии в природных условиях изменчивости спектрального состава света. Черный пигмент, равномерно поглощающий все лучи, был бы, без сомнения, выгоднее для растения, чем зеленый.

Шталь, подобно Тимирязеву, стоящий на точке зрения целесообразности избирательного поглощения света хлорофиллом, пытается объяснить пропускание определенных групп лучей, как

средство защиты против вредного действия избытка света. Однако, и это объяснение не выдерживает критики, так как оно лишено необходимого экспериментального обоснования. Поэтому нам приходится признать, что значение оптических свойств хлорофилла с точки зрения целесообразности пока остается неизвестным. Невозможно, однако, что для растения на первом месте стоят не оптические, а химические свойства этого пигмента. В пользу этой мысли говорит, между прочим, тот факт, что даже у глубоководных растений из группы водорослей хлорофилл, будучи совершенно невыгодным в спектральном отношении, все же присутствует в пластидах в значительном количестве.

Пользуясь пластидой как аппаратом, поглощающим солнечную энергию, зеленое растение затем выработало ряд вторичных приспособлений для обслуживания фотосинтетической функции.

У многоклеточных растений эти приспособления выразились в периферической ориентировке зеленой ткани, в сосредоточении зеленых пластид в надземных, хорошо освещенных частях тела, и, наконец, в выработке листа, как специального органа ассимиляции углекислого газа. Необычайное развитие поверхности на счет объема, дифференцировка внутренних тканей, система межклетников и устьичный аппарат—делают лист узко-специализированным органом, строение которого во всех чертах рассчитано на обеспечение энергичного газового обмена и наилучшее использование световой энергии.

Эта высокая специализация листа вместе с тем явилась причиной того однообразия в плане построения тела высших сухопутных растений, которое наблюдается в действительности. Лишь в очень редких случаях функцию фотосинтеза принимает на себя стебель и еще реже корень; но и в этих случаях оба названные органа обычно имитируют лист, принимая плоскую форму. У высших сухопутных растений, снабженных типичными плоскими листьями, приспособление пошло еще дальше: благодаря фототропной чувствительности, растение приобрело способность ориентировать свои листья, направляя их пластинки к источнику света. Хотя фототропная чувствительность свойственна и незеленым растениям, однако, для зеленых растений она приобрела выдающееся значение, главным образом, для фотосинтеза и необходимости определенным образом ориентировать стебли и листья для лучшего использования света.

В этом отношении большой интерес представляют исследования Визнера (1907), который показал, что фототропная чувствительность листьев находится в известном закономерном отношении к условиям освещения в местах обитания растения. Фотометрическими (по терминологии Визнера) листьями обладают растения, растущие в странах с относительно малым числом солнечных дней и большой изменчивостью в силе освещения во время дневных часов суток. Напротив, в странах, где преобладает солнеч-

ное освещение, а также в арктических широтах, с продолжительным стоянием солнца над горизонтом, растения имеют преимущественно афотометрические листья, не способные к световой ориентировке.

Так например, по данным Визнера, многие *Gramineae*, *Chenopodiaceae*, *Leguminosae*, *Rosaceae* Киргизских степей, где число безоблачных дней доходит до 140 в год, имеют афотометрические листья.

Весьма характерно при этом, что решающее значение в фототропной ориентировке листьев имеет не прямой солнечный свет, направление которого изменяется вместе с положением солнца над горизонтом, а диффузный: лист поворачивает свою пластинку в сторону наиболее яркого диффузного света.

Наряду с движениями, направленными к улавливанию света, у многих растений наблюдаются также движения листьев защитного характера против избытка света. В одних случаях это достигается фиксацией пластинки в вертикальном положении. Примером могут служить листья многих австралийских древесных пород, у которых на молодых экземплярах листья имеют обычное положение, а затем они принимают вертикальную ориентировку пластинок (виды рода *Eucalyptus*), как бы рассчитанную на пользование диффузным светом. Иногда специализация в ориентировке заходит так далеко, что листья точно ориентируются по меридиану, как это мы наблюдаем у типичных компасных растений (*Silphium laciniatum*, *Lactuca Scariola*).

В других случаях листья производят периодические движения, ориентируя свои пластинки более или менее вертикально в полуденные часы дня, во время высокого стояния солнца над горизонтом; таковы движения листьев с сочленениями у многих *Leguminosae* (в наших широтах—у *Robinia Pseudacacia*), *Oxalidaceae* (*Oxalis Acetosella*), *Mimoseae* и др.

Приспособление к световому образу жизни, основанное на фотосинтетической функции, мало-по-малу захватывало все процессы развития надземных частей. Так, например, у низших споровых зеленых растений (одноклеточные водоросли) еще сохранилась способность нормально развиваться в отсутствии света при питании готовыми органическими веществами. У высших споровых зеленых растений уже наблюдаются отклонения от нормального типа развития в отсутствии света. Уклонения эти выражаются, с одной стороны, в уменьшении количества хлорофилла, а с другой, в существенном изменении формы. В еще более резкой степени эти уклонения, известные под названием этиолирования, наблюдаются у голосеменных и особенно у покрытосеменных. Покрытосеменные уже совершенно утратили способность не только нормально развиваться, но даже накапливать хлорофилл в отсутствии света.

На фоне этого общего приспособления к световому режиму наблюдается целый ряд приспособлений вторичного характера, так или иначе связанных с отдельными факторами и особенностями местообитания: Мы рассмотрим вкратце эти вторичные приспособле-

ния в том же порядке факторов, как это было сделано выше при характеристике фотосинтетической функции.

Углекислый газ. Для сухопутных растений единственным источником углекислого газа является его запас в атмосферном воздухе. Весьма возможно, что некоторая доля этого газа поступает через корни вместе с водным током; доля эта, однако, так мала, что практически вряд ли она может играть сколько-нибудь существенную роль.

Точно так же незначительную роль играет и то количество углекислого газа, которое производится растением в процессе дыхания в светлые часы суток и которое может быть ассимилировано зелеными клетками до выделения в окружающую атмосферу.

Главным источником прибыли углерода, без сомнения, является углекислый газ атмосферы. Содержание его, как показывают прямые определения, подвержено колебаниям; так, по данным Гессельбарта и Фиттбогена (1879), из 347 определений, произведенных в течение года на одном и том же месте, были получены следующие величины в объемных процентах:

Минимум	0,0206
Максимум	0,0417
Среднее	0,0334

Если не считать тех немногих мест, где происходит обильное выделение углекислого газа из трещин земной коры, то более высокого содержания его можно ожидать лишь в нижних слоях воздуха над почвами, богатыми гумусом, и притом в густых лесах с очень слабым движением воздушных токов. Для крупных древесных растений, как и вообще для огромного большинства сухопутных растений, содержание углекислого газа в атмосфере остается довольно постоянным и притом довольно низким, в среднем всего 0,03% по объему.

Количество это, без сомнения, значительно ниже того, которое могла бы с успехом перерабатывать зеленая пластида в условиях природного освещения и температуры. Поэтому мы можем с известной дозой уверенности высказать заключение, что в природных условиях фотосинтез у сухопутных растений ограничивается слабым парциальным давлением углекислого газа.

Что касается водных растений, то они поставлены в условия постоянных колебаний в содержании углекислого газа в воде, которое изменяется вместе с температурой. При сильном нагревании воды и обильной вегетации зеленых растений углекислый газ может так быстро перерабатываться, что, по некоторым показаниям, недостаток его вызывает массовое отмирание планктонных организмов. Кроме того, тот общеизвестный факт, что флора морских водорослей достигает наиболее пышного развития в холодных морях и океанах, нельзя не поставить в связь с более обильным содержанием углекислого газа в холодной морской воде.

Вода. Содержание воды в ассимилирующей ткани в природных условиях приобретает важное значение лишь для сухопутных растений, обитающих в засушливых местах. У низших растений, лишенных устьиц, ограничение и даже прекращение фотосинтеза может наступить лишь вследствие более или менее сильного обезвоживания протоплазмы. У растений с типичными листьями и устьичным аппаратом недостаток воды в зеленой ткани может вызвать замыкание устьичных щелей и ограничение фотосинтеза исключительно по причине ослабления газового обмена листа. Общеизвестным является факт слабого роста растений в засушливые периоды. Само собою разумеется, что в этом отношении у различных видов наблюдаются различные степени приспособленности к влажности почвы и воздуха.

К сожалению, специальные исследования над разложением углекислого газа в природных условиях в зависимости от содержания воды в растении отсутствуют.

Насколько, однако, сильно влияет недостаточный приток воды через корни на накопление сухого вещества, это видно из многочисленных точных опытов с искусственным выращиванием растений на почвах различной влажности. Приведем для иллюстрации данные Максимова и Александрова, которые выращивали растения на почвах с постоянной влажностью в 60 и 40% полной влагоемкости, что давало растениям 40 и 20% свободной влаги.

Если принять за 100 количество сухого вещества, накапливаемого растениями на почвах 60%-влажности, то на почвах 40%-влажности получают следующие цифры.

<i>Brassica sinapistrum</i>	21	<i>Verbascum ovalifolium</i>	57
<i>Helianthus annuus</i>	43	<i>Panicum italicum</i>	70
<i>Phaseolus vulgaris</i>	48	<i>Zygophyllum Fabago</i>	74
<i>Artemisia fasciculata</i>	56	<i>Amaranthus retroflexus</i>	78

Как видно из приведенных цифр, уменьшение почвенной влаги вдвое против нормального вызывает у некоторых растений понижение накопления сухого вещества почти в 5 раз.

Нельзя не заметить, однако, что соотношение между содержанием воды в зеленых клетках и энергией фотосинтеза весьма сложно и заслуживает специального исследования.

По данным еще не опубликованной работы В. Бриллиант (1924) максимальная энергия фотосинтеза достигается при некотором оптимальном содержании воды в листе. Избыток воды понижает ассимиляцию углекислого газа. Не невозможно, что в данном случае большую роль играет концентрация коллоидов протоплазмы и что у разных растений существует приспособленность к разному содержанию воды в листьях.

Температура.

В противоположность воде, этот фактор в природных условиях имеет всеобщее значение. В летний сезон в умеренных широтах, и большую часть года в широтах тропических и субтропических, температура воздуха в тени в большинстве случаев бывает вполне благоприятной для фотосинтеза. Ограничение его вследствие перегрева ткани может наступить лишь тогда, когда температура поднимается выше 40°C., так как на основании имеющихся опытных данных видно, что оптимальная температура лежит ниже 40°C. Нагревание воздуха в тени выше 40°C. наблюдается лишь в немногих местностях (например, в Пенджабе до 50°) и потому не может иметь большого значения.

Гораздо чаще ограничение фотосинтеза вследствие перегрева ткани происходит в солнечные дни у листьев, непосредственно освещаемых солнцем. По данным Блэкмена и Маттеи даже в тени, благодаря поглощению света, температура ткани листа может подняться на 1—1,5°C. выше температуры воздуха; при освещении косыми лучами солнца это поднятие достигает 8—7°, а при освещении перпендикулярными лучами — 9—13°C.

Таким образом, в солнечные дни, когда температура воздуха в тени выше 30° C, в листьях, непосредственно освещаемых солнцем, зеленая ткань может быть нагрета выше оптимума, и фотосинтетическая работа будет задерживаться. К сожалению, в настоящее время мы не имеем возможности составить себе более или менее ясное представление о значении такого ограничения фотосинтетической работы листьев. Без сомнения, в данном случае большую роль должна играть приспособленность разных видов растений к условиям климата. Весьма вероятно, например, что виды, обитающие в тропических и субтропических странах, имеют более высокие оптимальные температуры для фотосинтеза по сравнению с растениями умеренных широт. Чтобы решить вопрос о действительном значении перегрева для данного вида, нужно знать, однако, не только оптимальную температуру для его фотосинтетической работы, но также и ту действительную температуру, которую принимают его листья в природных местообитаниях. До настоящего времени мы не имеем подобного рода исследований.

Гораздо более резко бросается в глаза ограничивающее влияние низких температур, которые растение встречает в горах, в умеренных и полярных широтах. Фотосинтетическая работа здесь сосредоточивается лишь в теплые дни летнего сезона. Весьма характерно, во всяком случае, то обстоятельство, что у растений холодного климата фотосинтез может происходить при температурах значительно ниже нуля. Так, по данным Генрици, у альпийских высокогорных растений фотосинтез совершается еще при —15°C, несмотря на образование льда в ткани. Само собою разумеется, что при затвердении клеточного сока и протоплазмы фото-

синтетическая работа может совершаться лишь с минимальной скоростью и, по существу, не имеет практического значения. Не возможно, однако, что у растений холодных климатов, параллельно с передвижкой минимума в сторону низких температур, энергия фотосинтеза быстрее возрастает при температурах выше нуля, чем у растений более теплых стран. В пользу этого предположения говорит, между прочим, тот факт, что и температурный оптимум у растений, приспособленных к холодному климату, лежит ниже, и иногда значительно ниже, чем у растений теплых климатов. Так, например, по данным Генрици, оптимальная температура для фотосинтеза у высокогорных альпийских растений лежит между 8 и 15°C. У водорослей, растущих в тающем снегу и льде глетчеров, оптимум нормального развития спускается до 4°C.

Низкий температурный оптимум для фотосинтеза наблюдается также у морских водорослей, произрастающих в полярных морях и океанах. По данным Книппа и Гарднера, при повышенных температурах энергия дыхания этих водорослей быстро возрастает, и поглощение кислорода становится сильнее его выделения, вследствие чего низкие температуры для них выгоднее в отношении питания.

Нужно заметить, что вообще энергия дыхания возрастает вместе с температурой скорее, чем энергия фотосинтеза. Так, например, по данным Крейслера, у *Rubus fruticosus* энергия дыхания и фотосинтез возрастают в следующей пропорции вместе с температурой.

Температура.	Дыхание.	Фотосинтез.
2,3°	1	1
7,5°	1,8	1,7
11,3°	3,0	2,4
15,8°	4,6	2,8
20,6°	4,8	2,6
25,0°	7,8	2,9
29,3°	8,8	2,4
33,0°	12,1	2,4
37,3°	14,4	2,3
41,7°	19,1	2,0
46,6°	26,4	1,3

Так как для фотосинтеза существует оптимальная температура, а для дыхания она, повидимому, отсутствует, то, вообще говоря, низкие температуры более выгодны для накопления ассимилятов именно вследствие слабого расходования их на дыхание. Однако, действительное соотношение между дыханием и фотосинтезом может варьировать у разных видов в различной степени. Из имеющихся отрывочных опытных данных видно, что при температуре около 25° расход на дыхание составляет 1/20 или 5% прихода от фотосинтеза.

Данные эти, однако, получены при повышенном содержании CO₂ в искусственной газовой смеси; поэтому мы не можем их

переносить в естественные условия, где количество CO_2 очень ограничено. Истинное соотношение между дыханием и фотосинтезом в природных условиях может быть определено только непосредственными опытами, которые до настоящего времени еще не сделаны. Приспособление к успешной фотосинтетической работе при низких температурах может идти в двух направлениях: во-первых, в направлении усиления работоспособности пластиды при низких температурах; во-вторых, в направлении ослабления дыхания. Те же два направления можно предполагать в приспособлении к высоким температурам у растений теплых климатов.

В какой мере оба эти направления осуществляются в действительности, мы не знаем, так как необходимых экспериментальных данных по этому вопросу пока нет.

Свет.

Как мы видели выше, напряженность и спектральный состав света в природных условиях подвержены весьма сильным колебаниям. Спектральный состав подвергается особенно резкому изменению в воде; быть может, по этой причине у глубоководных растений мы находим в пластидах добавочные пигменты, которые изменяют окраску пластид. По мнению Энгельмана, явление это можно рассматривать как результат приспособления к спектральному составу света. Гайдуков, а затем Бореш доказали опытным путем, что некоторые синезеленые водоросли действительно способны изменять свою окраску при длительном освещении монохроматическим светом. Таким образом, хроматическая адаптация в духе Энгельмана несомненно происходит. Но в каком отношении это изменение окраски стоит к энергии фотосинтеза, и участвуют ли добавочные пигменты в реакциях разложения CO_2 , пока остается неизвестным.

Что касается сухопутных растений, то у них совершенно отсутствует хроматическое приспособление в смысле изменения окраски пластид, несмотря на большое различие в спектральном составе прямого солнечного и диффузного света. Между тем, в природных условиях мы встречаем немало растений, которые развиваются под пологом леса и вынуждены использовать исключительно или почти исключительно диффузный свет, быть может несколько обогащенный зелеными лучами солнечного света, прошедшими через листья деревьев.

Напротив, целый ряд приспособлений мы встречаем по отношению к напряженности света и периодичности освещения. Приспособления эти возникли, главным образом, под влиянием совместной жизни зеленых растений друг с другом и образования сплошного зеленого покрова. Несмотря на обилие света в природных условиях, он является вместе с тем главным фактором, определяющим густоту этого покрова и участие отдельных видов в его образовании.

Даже в тех случаях, когда растительный покров складывается из травянистых растений сходной организации, густота его очень часто определяется выносливостью растений по отношению к боковому затенению. Если же покров складывается, как это обыкновенно чаще всего и бывает, из растений разной организации, то в нем формируется несколько этажей, при чем количество света при переходе от верхних к нижним этажам сильно уменьшается. В наших широтах чаще всего встречается покров, состоящий из трех главных этажей: верхнего полога, образуемого кронами высоких деревьев, среднего, который складывается из кустарников подлеска, и нижнего, складывающегося из травянистых растений. В субтропических и тропических лесах нередко наблюдается четыре этажа.

При таком строении растительного покрова естественно возникает необходимость в приспособлении к разным напряженностям падающего света. На первом месте здесь нужно поставить приспособление к минимуму освещения. Выше мы уже видели, что для начала фотосинтетической работы необходимо, чтобы напряженность света достигла некоторой относительно высокой величины. Этой абсолютной минимальной напряженностью растение, однако, не может удовлетвориться, так как в начальных стадиях фотосинтеза может быть слабее дыхания. Минимальной напряженностью света для растения будет та, при которой приходом органического вещества от фотосинтеза не только покроется расход на дыхание, но также и расход на накопление определенного запаса органической массы, необходимой для построения тела и нормального развития.

Для растений, занимающих в покрове нижние этажи, возникает, таким образом, необходимость понизить, насколько возможно, абсолютную величину этой минимальной напряженности света. Наблюдение показало, что действительно существуют биологические типы растений тенелюбивых и светолюбивых, у которых потребность в минимальной напряженности света различна. Попытки установить классификацию и выразить хотя бы относительно потребность в напряженности света у разных видов мы находим в лесоводственной литературе.

Гораздо ближе к решению этого вопроса подошел Визнер, который при помощи специального фотометра попытался измерить ту минимальную напряженность света, при которой данный вид может существовать в естественных условиях. Приведем для иллюстрации некоторые цифры, полученные Визнером. В первой графе минимальная напряженность выражена дробью по отношению к полному дневному свету в данном месте.

Во второй графе дано в абсолютных единицах Бунзена то максимальное освещение, которое получается в самых затененных частях кроны дерева в самые светлые часы дня. Эта величина характеризует, следовательно, наибольшую интенсивность света, при которой самые затененные листья данного вида еще могут успешно работать. Единица Бунзена в приводимой таблице равна напряженности полного дневного света при безоблачном небе на широте Вены в первых числах мая в полдень.

Световой минимум.

	Относительная величина минимума.	Абсолютная максимальная напряженность света.
Окрестности Вены.		
<i>Buxus sempervirens</i>	1/108	0,012
<i>Fagus silvatica</i>	1/60	0,021
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	1/57	0,023
<i>Acer Negundo</i>	1/28	0,046
<i>Populus alba</i>	1/15	0,086
<i>Betula verrucosa</i>	1/9	0,144
<i>Larix decidua</i>	1/5	0,250

На острове Ява.

<i>Pithecolobium Saman</i>	1/4,2	0,354
<i>Cedrela serrulata</i>	1/3,3	0,451
<i>Albizia moluccana</i>	1/3	0,530

Только что приведенные цифры как нельзя лучше характеризуют то громадное различие в требованиях к минимальной напряженности света, которое обнаруживается у разных видов.

Что касается максимальной напряженности света, то у всех перечисленных в таблице древесных пород она равна 1, так как в кроне наряду с сильно затененными листьями развиваются также листья, получающие полный дневной свет. Цифры таблицы характеризуют только минимальный пункт световой амплитуды. Определение оптимума и максимума возможно лишь для травянистых растений, подвергающихся в природных условиях полному затенению древесными растениями. К сожалению, в этом направлении Визнером сделано сравнительно мало измерений.

Приведем данные этих измерений в абсолютных единицах.

Напряженность света.

	Min.	Max.	Opt.	Световая амплитуда.
<i>Prenanthes purpurea</i>	0,03	0,10	0,05	0,07
<i>Asplenium nidus</i>	0,03	0,25	0,12	0,22
<i>Pertusaria amara</i>	0,02	0,33	0,09	0,31
<i>Parmelia saxatilis</i>	0,02	0,50	0,12	0,48
<i>Endocarpum miniatum</i>	0,04	1,00	0,33	0,96
<i>Sedum arce</i>	0,04	1,00	1,00	0,96

Из приведенных цифр совершенно ясно выступает громадное различие световых амплитуд у разных видов растений; различие это обуславливается не только сдвигом минимума в сторону слабой напряженности света, но также и сдвигом максимума в ту же сто-

рону. Существует целый ряд растений, для которых напряженность полного дневного света лежит далеко за пределами той максимальной напряженности, которую они могут выносить. Эту группу растений мы с полным основанием можем назвать тенелюбивыми, так как их нормальное развитие в природных условиях совершается только при известной степени затенения.

Полную противоположность этим растениям составляют те виды, у которых сужение световой амплитуды получается вследствие сдвига минимума в сторону высокой напряженности света. Типичным образцом подобных растений может служить *Albizia moluccana*, у которой световой минимум равен $\frac{1}{2}$ полного дневного света. Растения этой группы мы можем назвать светолюбивыми.

Особое место занимают растения с широкой световой амплитудой, которые, как например бук (*Fagus silvatica*), имеют низкий световой минимум и высокий максимум. Подобные растения могут быть названы теневыносливыми, вследствие своей способности выносить сильное затенение.

В связи с отмеченным выше фактом, что свет и температура в фотосинтезе могут в известных пределах замещать друг друга, стоит изменение потребности в свете у одного и того же вида в зависимости от температуры. По данным Визнера потребность в свете увеличивается при передвижении от тропиков к полюсам. Так, например, у *Acer platanoides* световой минимум увеличивается следующим образом при переходе от Вены к северным местобитаниям в Норвегии:

Вена	1/55
Гамер	1/37
Дронтейм	1/28
Тромсе	1/5

Аналогичное явление Визнер отметил и для гор: с повышением над уровнем моря и понижением температуры светолюбие растений увеличивается, и это выражается повышением светового минимума.

Весьма возможно, что и другие условия среды оказывают влияние на световые амплитуды растений. Есть, например, указания на то, что при повышенной влажности воздуха теневые растения (*Polypodium vulgare*) занимают открытые места и, наоборот, в сухой атмосфере светолюбивые растения (*Calluna vulgaris*) избирают более затененные места под пологом леса.

Так как световой минимум определяется той минимальной энергией фотосинтеза, при которой зеленое растение еще может нормально развиваться, то приспособление теневыносливых и тенелюбивых растений должно быть направлено в сторону усиления прихода ассимилятов при слабой напряженности света. Это увеличение прихода может быть достигнуто, во-первых, сокращением расхода на дыхание. Такое сокращение, повидимому, действительно имеет место; так, например, по данным Майера, листья теневых

растений дышат слабее, чем листья световых при одной и той же температуре. К сожалению, экспериментальных данных в этом направлении слишком мало, чтобы можно было составить себе более отчетливое представление о дыхательном режиме в связи со световой амплитудой отдельных видов.

Во всяком случае, уменьшение энергии дыхания не может дать значительной прибавки, если энергия фотосинтеза останется слабой; существенное изменение может наступить лишь в том случае, когда наряду с ослаблением дыхания будет усилен фотосинтез при слабом освещении.

Сделанные нами опыты действительно показали, что теневые растения способны начинать фотосинтетическую работу при гораздо более слабой напряженности света, чем растения световые. Способность эта основана на более высокой концентрации хлорофилла в пластидах теневых растений, вследствие чего поглотительная способность их значительно увеличивается.

Непосредственно измерить концентрацию пигмента в пластидах и выразить ее в числах пока нет возможности. Но некоторое представление о ней можно получить, если сравнить количество хлорофилла у разных видов на единицу свежего веса листьев. Приведем для иллюстрации некоторые данные из произведенных нами количественных анализов.

Количество
хлорофилла
на 1 кило
свеж. листьев,
в граммах.

Хвойные теневые растения:

<i>Taxus baccata</i>	2,44
<i>Picea Engelmanni</i>	1,92
<i>Abies sibirica</i>	1,75

Световые растения:

<i>Larix europaea</i>	1,15
<i>Pinus silvestris</i>	1,13
<i>Araucaria Cunninghamii</i>	0,97

Лиственные теневые растения:

<i>Theobroma Cacao</i>	7,90
<i>Tilia parvifolia</i>	4,40
<i>Aspidistra elatior</i>	4,00

Световые растения:

<i>Sedum Maximowiczii</i>	1,06
<i>Cocos nucifera</i>	1,14
<i>Elymus arenarius</i>	1,95

Уже из этих немногих примеров совершенно ясно видно, что при сходном анатомическом строении листьев количество хлорофилла у теневых растений больше, а иногда и значительно больше, чем у растений световых. Мы вправе это увеличение приписать

увеличению концентрации пигмента в самих пластидах. Что такое увеличение действительно может происходить, об этом свидетельствуют данные, относящиеся к световым и теневым листьям одного и того же вида. Еще Шталь обратил внимание на то, что световые и затененные листья одного и того же дерева сильно отличаются по своей анатомической структуре. У затененных листьев нередко совершенно не развивается столбчатая ткань. Впоследствии этот вопрос был подробно разработан анатомически, при чем было установлено, что вместе с затенением уменьшается как общая толщина листа, так и толщина зеленого слоя паренхимы (рис. 20 и 21).

Чтобы дать представление об этом изменении, приведем несколько примеров из сделанных нами измерений листьев, взятых в природных условиях развития растений. Если принять за 100 толщину листа и толщину зеленого

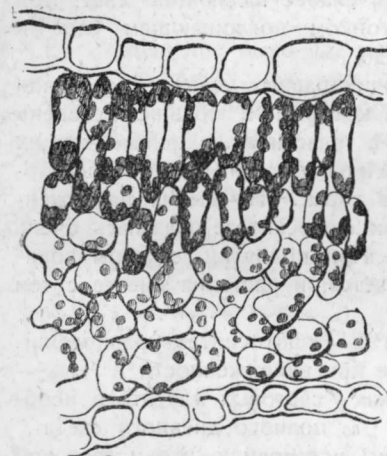


Рис. 20. Световой лист *Acer platanoides*.

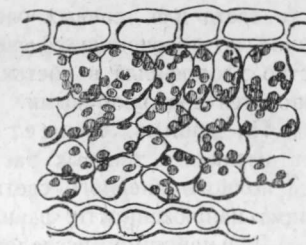


Рис. 21. Теневой лист *Acer platanoides*.

слоя паренхимы у световых листьев, то для теневых мы получим следующие величины:

	Весь лист.	Зеленый слой.
<i>Tilia parvifolia</i>	53	45
<i>Corylus Avellana</i>	46	44
<i>Prunus Padus</i>	45	35

Мы видим, таким образом, что у теневых листьев утончение зеленого слоя паренхимы происходит в более сильной степени, чем утончение всей пластинки. Вместе с тем количество хлорофилла на единицу веса у теневых листьев нередко возрастает в значительной степени, как это видно из следующих примеров:

Количество хлорофилла
на 1 кило свеж. листьев,
в граммах.

	Световые.	Теневые.
<i>Hedera Helix</i>	2,75	3,66
<i>Ailanthus glandulosa</i>	3,33	4,60
<i>Acer platanoides</i>	2,66	2,91
<i>Fagus sylvatica</i> (по данным Вильштеттера)	2,73	3,74

Если мы будем рассматривать зеленый слой паренхимы как нечто цельное, то вышеприведенные цифры могут служить неоспоримым доказательством, что параллельно с утончением этого слоя в теневых листьях происходит значительное увеличение концентрации в нем пигмента.

Таким образом, приспособляя листья к различным степеням напряженности падающего света, растение варьирует как толщину зеленого слоя, так и концентрацию в нем пигмента. Чем ярче свет, тем толще может быть ассимиляционная паренхима, и тем меньше хлорофилла в пластидах, так как лучи могут проникнуть глубже в ткань листа. Напротив, чем слабее падающий свет, тем выгоднее сконцентрировать его в тонком поглощающем слое и усилить поглощение в каждой пластиде.

Отсюда ясно, что при всех прочих равных условиях, световой минимум будет ниже у тех растений, которые в большей степени могут усилить количество пигмента в пластидах. Данные наших опытов были затем подтверждены Генрици (1921) при исследовании световых и теневых растений в горах. Начальная напряженность света для теневых растений при фотосинтезе оказалась очень низкой по сравнению со световыми. При поднятии в горы количество хлорофилла в листьях уменьшается, и растения вместе с тем становятся светолюбивыми.

По данным Лундегорда (1921) фотосинтез уравнивает дыхание у теневых растений уже при напряженности в $1/100$ — $1/120$ полного дневного света, тогда как у световых для этого необходима напряженность, равная $1/40$ — $1/60$ полного дневного света.

Дальнейшими исследованиями мы установили, что и световой оптимум для фотосинтеза у теневых растений лежит ниже, чем у световых; эти данные также были подтверждены опытами Генрици.

Наконец, выращиванием растений при различных степенях затенения и последующим измерением количества хлорофилла нам удалось доказать, что для накопления хлорофилла в листе существует световой оптимум и величина его тем меньше по сравнению с полным дневным светом, чем теневыносливее растение и чем больше оно может накапливать пигмента в своих листьях.

Вместе с тем путем специальных опытов мы доказали, что, несмотря на большие вариации в количестве хлорофилла у одного и того же вида растения, для каждого вида существует предельно максимальное количество, которое определяется наследственными свойствами и которое не может быть увеличено ни при каких условиях.

Отсюда понятно, что светолюбивые растения не могут расти при том слабом освещении, при котором хорошо развиваются растения тенелюбивые и теневыносливые, именно потому, что они в силу своих наследственных свойств не могут усилить поглощающей способности своих листьев путем соответствующего накопления пигмента.

С другой стороны, наблюдение показывает, что и тенелюбивые растения с узкой световой амплитудой не выносят полного дневного

света; причина этого явления, однако, до сих пор остается недостаточно выясненной. Возможно, что слишком сильный свет вызывает у этих растений резкое падение фотосинтеза; но возможно также, что здесь играют роль и другие фотохимические реакции, которые сопровождают развитие надземных частей.

Весьма интересно, что, по данным Визнера, плотность растительного покрова уменьшается по направлению от экватора к полюсам. Произведенные нами измерения количества хлорофилла в живых листьях растений разных широт показывают, что уплотнение растительного покрова в теплых странах достигается преобладанием теневых растений с высоким содержанием пигмента в листьях.

Измерение было сделано для растений 6° южн. широты, 45° и 60° северной; при чем для каждой широты было взято по 200 видов с самых разнообразных обитаний в смысле освещения.

Если выразить в % число видов растений, содержащих одинаковое количество хлорофилла на разных широтах, то получаются следующие цифры.

Количество хлорофилла на 1 кило свеж. листьев.	Число видов растений в %		
	60° с. ш.	45° с. ш.	6° ю. ш.
От 0,8 до 2,0 грамм.	16,8	27,2	38,5
" 2,1 " 3,0 "	77,5	50,5	27,5
" 3,1 " 4,0 "	5,7	16,5	16,0
" 4,1 " 5,0 "	0	5,8	13,0
" 5,1 " 6,0 "	0	0	4,0
" 6,1 " 7,0 "	0	0	1,0

Из этих цифр мы видим, что на широте 60° основную группу растений составляют виды со средним содержанием хлорофилла; к ней примыкает небольшая группа светолюбивых растений с малым запасом пигмента и еще более малочисленная группа растений теневыносливых. На широте 45° наблюдается увеличение группы светолюбивых растений и еще более значительное увеличение растений теневых с большим запасом хлорофилла; вместе с тем, господство попрежнему остается за растениями со средним содержанием хлорофилла.

Наконец, на широте 6° господствующей оказывается группа светолюбивых растений; к этой группе, однако, примыкают растения теневыносливые и тенелюбивые, число которых на этой широте особенно сильно возрастает.

Явление это станет понятным, если мы вспомним, что свет и температура в фотосинтезе могут до известной степени замещать друг друга. Благодаря повышенной температуре, в тропиках создаются благоприятные условия, для использования слабого света; отсюда обилие теневых растений и уплотнение растительного покрова. Вместе с тем верхний этаж строится из растений светолюбивых, которым при обилии света и тепла нет нужды накапливать большого

количества пигмента. На севере, напротив, низкая температура не дает возможности использовать очень слабый свет, и потому теневые растения представлены минимальным числом видов. Кроме того, верхний этаж покрова здесь чаще строится из растений со средней потребностью к свету, вследствие чего и группа типичных светолюбивых растений здесь не очень многочисленна.

Наряду с вариациями в концентрации хлорофилла, которые, будучи наследственными, определяют световую амплитуду для фотосинтеза у разных видов, мы находим также ряд других черт приспособительного характера, так или иначе связанных с фотосинтетической функцией.

Здесь на первом месте нужно поставить дифференцировку зеленой паренхимы листа на столбчатую и губчатую ткань; будучи наследственной, она особенно распространена в листьях двудольных растений, при чем у тенелюбивых растений обыкновенно она отсутствует. Наблюдения и опыты показали, что развитие столбчатой паренхимы находится в прямой зависимости от силы света, при чем световая индукция осуществляется во время заложения листовой почки (напр. у бука по данным Нордгаузена).

Отсутствие специальных систематических исследований над фотосинтезом световых и теневых листьев не дает возможности точно выяснить истинное значение столбчатой ткани. Нам более вероятным представляется предположение, что эта ткань рассчитана на яркое освещение, при чем вредное действие избыточного света устраняется ориентировкой пластид вдоль длинных стенок столбчатых клеток. Губчатая ткань, напротив, повидимому, рассчитана на более слабый диффузный свет.

В связи с фотосинтезом и в интересах наилучшего использования света стоит также дорзивентральность горизонтальных и боковых побегов, наблюдаемая у очень большого числа растений. Дорзивентральность, будучи наследственной, индуцируется в большей или меньшей степени условиями освещения во время развития почки или побега. Плоский дорзивентральный побег как бы продолжает то направление в организации, которое осуществлено в плоском листе.

Нередко дорзивентральность выражается только смещением листьев, которые принимают двурядное расположение.

В связи с дорзивентральностью стоит анизофилия, которая выражается в неравномерном развитии листьев, именно в неодинаковой их величине, вследствие чего устраняется затенение одних листьев другими на одном и том же побеге.

Экономное использование света достигается также специальным расположением листовых пластинок в пространстве, которое носит название мозаики листьев. Мозаика листьев получается, помимо специальной ориентировки листовых пластинок, также благодаря неодинаковому росту черешков, что особенно наглядно обнаруживается у супротивных листьев клена.

Целесообразность мозаичного расположения листовых пластинок легко оценить, если принять во внимание, что даже прямой солнечный свет ослабляется приблизительно на $\frac{3}{4}$ при прохождении через толщу одного листа.

По данным Гриффона (1899), энергия фотосинтеза в солнечном свете, прошедшем через один лист, составляет следующие доли энергии, получаемой в полном солнечном свете:

Для бука	1/7	Для винограда . . .	1/12
„ клена	1/8	„ груши	1/16
„ бобов	1/10	„ плюща	1/20

Таким образом, затенение листа другим листом может ослабить его работу чрезвычайно сильно.

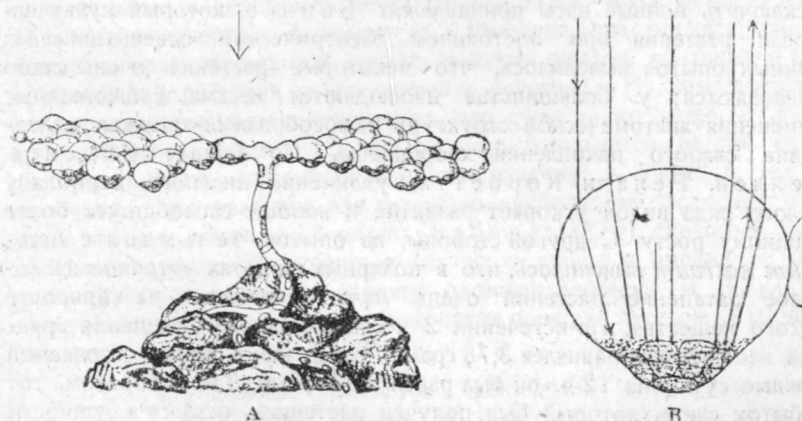


Рис. 22. А — общий вид протонемы мха *Schistostega osmundacea* В — схема прохождения лучей света через клетку протонемы — концентрация света на хлоропластах.

Весьма вероятно, что форма кроны, более или менее редкое размещение листьев и, быть может, целый ряд других внешних черт у зеленых растений так или иначе связаны с фотосинтезом. Не невозможно также, что структура эпидермиса, именно искривление его наружных оболочек, стоит в определенном отношении к распределению световых лучей внутри ткани листа.

Характерно, во всяком случае, что у растений, пользующихся особенно слабым светом, оболочки клеток играют роль собирательных линз. Классическим примером в данном случае является протонема мха *Schistostega Osmundacea* (рис. 22).

Представление Габерландта, что у зеленых растений существуют специальные анатомические приспособления для восприятия

света (так называемые глаза растений), пока еще недостаточно обосновано. Тем не менее, вопрос о поглощении света листом в природных условиях и о распределении лучей внутри ткани заслуживает самого серьезного исследования, которое может пролить свет на особенности анатомической структуры листьев у видов разного светового режима.

Так как в природных условиях происходит периодическая приостановка фотосинтеза в ночные часы, то интересно было выяснить, не существует ли специфической приспособленности к периодическому освещению у зеленых растений.

К сожалению, вопрос этот мало разработан экспериментально. Исходя из представления, что в этом направлении специфического приспособления нет, большинство авторов стремились удлинить дневной период искусственным освещением. Попытка совершенно исключить ночные часы принадлежит Боннье, который культивировал растения при постоянном электрическом освещении. Из данных опытов выяснилось, что некоторые растения очень слабо развиваются; у большинства наблюдаются весьма существенные изменения анатомической структуры и своеобразный хлорозис, вследствие слабого накопления хлорофилла. По данным Сименса, Бейлей, Рена и Корбетта, удлинение дневного периода у целого ряда видов ускоряет развитие и вообще способствует более пышному росту. С другой стороны, из опытов Чельмана с *Lepidium sativum* выяснилось, что в полярных широтах суточное 12-часовое затенение растений очень мало отозвалось на приросте сухого вещества. По истечении 2 месяцев полного освещения средний вес растения равнялся 3,78 грамм., тогда как в порции затеняемой каждые сутки на 12 ч. он был равен 3,53 грамм. Таким образом, тот избыток света, который был получен растением, остался в сущности весьма мало использованным.

Напротив, у арктического *Cochlearia fenestrata*, приспособленного к непрерывному освещению полярного лета, периодическое суточное затенение вызвало падение сухого веса почти вдвое; средний сухой вес у контрольных растений оказался равным 2,10 грамм., тогда как у затеняемых всего 1,16 грамм.

Уже этот факт указывает, что в отношении периодичности освещения существует у растений такая же приспособленность, как и в отношении напряженности света. Новейшие исследования, произведенные в Америке, а также нашим сотрудником Щегловой, показали, что приспособление заходит в этом направлении очень далеко: растение не только приспособлено к периодичности освещения, но оно приспособлено также к длине дневного периода. Укорочение и удлинение этого периода действуют одинаково понижающим образом на накопление сухого вещества и нормальное развитие.

Из предшествующего краткого очерка видно, что растение по существу нигде в природной обстановке не встречает того идеального сочетания главнейших внешних факторов, при котором пластида могла бы проявить максимум своей работоспособности или функциональной энергии. Недостаток углекислого газа является наиболее распространенным ограничением, по крайней мере, для сухопутных растений. Этот всеобщий недостаток, особенно при изобилии солнечного света, так велик, что он, конечно, не может не отзываться на фотосинтетической работе самым невыгодным образом. По данным Броуна и Эсcombe, у *Tropaeolum majus* полная переработка углекислого газа в воздухе происходит уже при $\frac{1}{6}$ полного дневного света; при дальнейшем усилении света уже начинает ощущаться недостаток в притоке CO_2 . При таком сильном ограничении, казалось бы, энергия фотосинтеза в природных условиях должна быть одинакова, по крайней мере, у растений, растущих на открытых местах. Между тем, как мы видели выше, в действительности разные виды обнаруживают специфическую энергию фотосинтеза. Различие это проявляется не только в кратковременных газометрических опытах, но также и при выращивании растений в естественных условиях. Из повседневного опыта культуры растений известно, что существуют виды и расы, принадлежащие к одному виду, которые отличаются весьма резко быстротой роста и развития при выращивании в одних и тех же условиях. Что различие это основано на скорости фотосинтетической работы, доказывают опыты Вебера (1879), который выращивал ряд растений в одних и тех же условиях и определял прирост сухого вещества на единицу площади листьев. В результате прирост сухого вещества на 1 кв. метр площади листьев за 10 часов оказался равным:

у <i>Phaseolus multiflorus</i>	3,215 грамм.
„ <i>Tropaeolum majus</i>	4,466 „
„ <i>Ricinus communis</i>	5,292 „
„ <i>Helianthus annuus</i>	5,569 „

Этот факт ясно показывает, что в природных условиях главным ограничением работы листа является не столько недостаток углекислого газа, сколько торможение реакций действием внутренних факторов. Наиболее вероятной причиной такого торможения, по видимому, служит недостаточно быстрая переработка и отток ассимилятов. Так, по данным Генрици, при постоянной температуре и постепенном усилении света энергия фотосинтеза сначала возрастает, а затем падает; это падение соответствует накоплению крахмала в пластидах; при дальнейшем усилении света растворение крахмала усиливается и энергия фотосинтеза снова повышается.

Такой ход фотосинтеза действительно наблюдается в природных условиях: из опытов Лина (1920) над кокосовой пальмой видно, что после оттока ассимилятов за ночь энергия фотосинтеза быстро повышается и достигает максимума в утренние часы (около

8 часов утра); затем наступает падение и новое поднятие наблюдается уже около 3 ч. пополудни; за этим вторым максимумом следует новое падение, которое продолжается до захода солнца.

Согласно новейшим данным Станеску (1924), с марта по июль в окрестностях Бухареста в накоплении крахмала в листе наблюдается один максимум в полуденные часы; в августе, когда число безоблачных дней увеличивается, нередко наблюдается два максимума, перед полуднем и после полудня.

Сделанные нами опыты показывают, что если усилить путем поранения деятельность растения, то продуктивность фотосинтетической работы листа повышается. В опытах с редиской мы надрезаем молодые листья так, чтобы оставалось $\frac{3}{4}$, $\frac{1}{2}$ и $\frac{1}{4}$ листовой пластинки. В результате оказалось, что прирост сухого вещества был меньше, чем у нормальных экземпляров, только в тех случаях, когда удалялась $\frac{1}{2}$ и $\frac{3}{4}$ пластинки; у тех же экземпляров, у которых удалялась $\frac{1}{4}$ пластинки каждого листа, средний сухой вес оказался выше, чем у нормальных растений, так как продукция сухого вещества на единицу площади листа значительно увеличилась. Аналогичные результаты были получены также и при повторении опыта надрезки листьев у желтого люпина (*Lupinus luteus*).

Данные этих опытов весьма интересны в том отношении, что при поранении, как известно, значительно усиливается дыхание; если пораненные растения могли дать больший прирост сухого вещества, то это могло произойти только потому, что продуктивность фотосинтеза возросла в большей степени, чем энергия дыхания. Отсюда ясно, что если мы хотим повысить продуктивность работы листьев в природных условиях, то этого скорее всего можно достигнуть путем усиления переработки и оттока ассимилятов из ассимилирующей ткани. Во всяком случае, на основании изложенного с большой вероятностью можно заключить, что зеленые растения вообще приспособлены к тому содержанию углекислого газа, которое действительно наблюдается в атмосфере.

В силу этой приспособленности светолюбивые растения слабо развиваются в диффузном дневном свете, которого, казалось бы, достаточно для слабого парциального давления CO_2 в воздухе. Согласно данным наших опытов с выращиванием растений при различных степенях затенения, максимальная продукция сухого вещества у светолюбивых растений (напр., у *Helianthus annuus*, *Pinus pinea*) получается при полном дневном свете; напротив, у теневыносливых и тенелюбивых растений максимальная продукция достигается при некотором ослаблении дневного света, тем более сильным, чем богаче хлорофиллом листья данного вида. Однако, для большинства растений со средней потребностью к свету все же оптимальная напряженность его лишь немногим слабее напряженности полного дневного освещения. Эти данные затем были подтверждены исследованиями Комба (1910).

Наличие приспособленности зеленого растения к слабому парциальному давлению углекислого газа в воздухе подает мало

надежды на возможность значительно усилить фотосинтез в природных условиях путем прямого обогащения воздуха этим газом. Сделанные в этом направлении, правда, немногочисленные точные опыты, дали неопределенные результаты. По данным Киселева (1914), обогащение воздуха углекислым газом вызывает уменьшение испарения и усиление развития растений. Фишер (1912) находит, что искусственное удобрение углекислым газом может повысить вес растения в 2 и даже 3 раза. Однако, из опытов Демусси (1904) явствует, что повышение содержания CO_2 в воздухе до 1,5% благоприятно отзывается далеко не у всех растений.

Вопрос этот, без сомнения, заслуживает более подробного и систематического исследования и сравнения разных биологических типов растений. Весьма возможно, что у типичных обитателей гумозных почв удобрение углекислым газом дает благоприятные результаты; было бы неосторожно, однако, обобщать и преувеличивать значение этого факта, так как в действительности мы постоянно встречаемся с узкой и нередко очень узкой приспособленностью к существующим природным условиям. Эта приспособленность является у отдельных видов прочно унаследованным свойством и потому с ней необходимо считаться при изучении всякой физиологической функции, а в том числе и функции фотосинтеза.

Выше уже было замечено, что в настоящее время мы лишены возможности произвести даже приблизительный учет прихода и расхода органической массы на земле. Чтобы дать, однако, представление о том, с величинами какого порядка здесь приходится иметь дело, приведем подсчеты Шрёдера.

Общая освещаемая солнцем площадь земли распределяется таким образом:

Океанов и морей	368 миллионов кв. километров
Суши	144 " " "

Общий запас CO_2 в атмосфере земли около 2100 миллиардов килограммов. Приход CO_2 от дыхания людей, животных и растений, а также от горения, считая в том числе и сжигание каменного угля в фабрично-заводской промышленности, составляет от 6 до 10 миллиардов килограммов в год. Необходимо 200 — 300 лет, чтобы от этого прихода количество CO_2 в воздухе удвоилось. Ежегодно усваивается растениями от 45 до 75 миллиардов килограммов CO_2 ; таким образом, чтобы исчерпать существующий запас CO_2 в воздухе, растения должны работать 30 — 40 лет. Если представить, что весь усвоенный растениями углекислый газ идет на образование глюкозы (из 22 весовых частей CO_2 должно образоваться 15 весовых частей глюкозы), то ежегодная прибыль глюкозы определится в 30 — 50 миллиардов килограммов.

В общем растения усваивают больше CO_2 , чем его прибывает от деятельности всего живого населения земли. Равновесие в содержании этого газа в воздухе поддерживается прибылью от извержения вулканов и из минеральных ключей.

Среди высших растений с пластидной системой имеется группа паразитов и полупаразитов. У типичных паразитов (*Cuscuta*, *Orobancha* *Lathraea* и мн. др.) наблюдается редукция листа и зеленых пластид. Явление это обычно трактуется как естественное последствие перехода растения к питанию готовыми органическими веществами. Опыты искусственного выращивания зеленых растений на органических питательных средах (Молльер 1907 и др.) показали, однако, что листья и зеленая ткань в этих условиях не претерпевают редукции в том направлении, в котором она происходит у паразитов. Весьма вероятно поэтому, что потеря хлорофиллоносного аппарата у паразитов и способности к фотосинтезу произошла не под влиянием питания готовыми органическими веществами, а под воздействием химического характера со стороны растения хозяина. Этот крайне интересный с биологической точки зрения вопрос, однако, совершенно не затронут экспериментальным исследованием.

Имеющиеся в литературе отрывочные данные о фотосинтезе у зеленых полупаразитов противоречивы, и это противоречие, нам кажется, зависит, повидимому, от вариаций во взаимоотношениях между паразитом и хозяином. В одних случаях у зеленого полупаразита, повидимому, вполне сохраняется способность к фотосинтезу, тогда как в других она более или менее сильно ограничивается. Потеря способности к фотосинтезу у типичных паразитов может быть выяснена только систематическим изучением разных категорий зеленых полупаразитов, которые еще сохранили свой хлорофиллоносный аппарат.

ГЛАВА X.

Хемосинтез. — Фиксация атмосферного азота. — Синтез белков зелеными растениями. — Заключение.

Б. Хемосинтез.

Открытие у живой растительной клетки способности синтезировать органическое вещество из углекислого газа путем применения химической энергии всецело принадлежит Виноградскому. Теоретическая возможность этого процесса была обнаружена еще при исследовании питания серных бактерий из группы *Beggiatoa* (1887). Виноградский показал, что эти организмы живут исключительно на счет энергии, которая получается от окисления серы до серной кислоты. Попытки культивировать *Beggiatoa* на обыкновенных органических средах окончились неудачей; бактерии лучше всего росли в воде серного источника, в котором содержались лишь следы аммиака и азотной кислоты и около 0,00005% органических веществ, из которых большая часть состояла из пропионовой и муравьиной кислот, представляющих вообще плохой питательный материал для микробов.

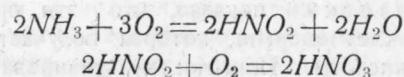
Виноградскому не удалось получить чистой культуры *Beggiatoa*, необходимой для того, чтобы точно выяснить характер ее питания; из опытов культуры можно было сделать лишь обоснованное предположение, что *Beggiatoa* может обходиться без органической пищи.

Чистая культура была получена Кейлем (1912), который и доказал, что *Beggiatoa* успешно растет на чистых минеральных растворах, если в ее распоряжении имеются углекислые соли кальция или магния, углекислый газ, сероводород и кислород. Углекислый газ является материалом, из которого *Beggiatoa* строит органическое вещество в отсутствии света, пользуясь энергией, выделяемой во время окисления сероводорода кислородом воздуха.

Окисление сероводорода, поглощаемого *Beggiatoa* по данным Виноградского, совершается в ее теле с той же скоростью, с которой эта реакция идет и вне организма; что же касается дальнейшего окисления серы, то оно, повидимому, ускоряется ферментами клетки.

Вполне точное экспериментальное обоснование хемосинтеза получил впервые в работах Виноградского над нитрифицирующими микробами (1889). Работы с серными бактериями уже дали ему указание на то, что в мире микробов есть формы, которые отрицательно относятся к обычным питательным органическим смесям. К числу этих своеобразных форм относятся и нитрифицирующие микробы. Что процесс нитрификации, т.е. окисление NH_3 в азотную кислоту, происходит в почве при участии микроорганизмов, об этом высказывался еще Пастёр в 1862 г. Затем Шлёзинг и Мюнц дали точное экспериментальное доказательство участия микробов в этом процессе, но ни этим ученым, ни другим не удавалось выделить этих микробов. Виноградский, начавший исследовать процесс нитрификации, выделил нитрифицирующие микробы только тогда, когда совершенно отказался от применения органических сред и перешел к культурам на чистых минеральных растворах. Лучшей средой для нитрифицирующих микробов оказался 0,2% раствор сернокислого аммония, покрывающий осадок углекислого магния, который служит для нейтрализации образующейся на счет аммиака кислоты.

Опыты показали, что нитрификация совершается в две фазы; первая фаза состоит в окислении аммиака в азотистую, а вторая в окислении азотистой кислоты в азотную — по формулам:



В первой фазе принимают участие микробы из группы *Nitrosomonas* и *Nitrosococcus*, а вторая совершается при участии другой группы, именно группы *Nitrobacter*.

Нитрозные микробы, пользуясь энергией окисления NH_3 в азотистую кислоту, синтезируют органическое вещество на счет ассимилируемого углекислого газа атмосферы в отсутствии света. На одну часть ассимилированного углерода приходится 35,4 частей окисленного азота. Микробы эти крайне отрицательно относятся к органическим веществам; пептон и глюкоза для них играют роль антисептиков и задерживают развитие уже при концентрациях 0,025%.

Что касается нитратного микроба, то он использует энергию окисления азотистой кислоты в азотную, при чем у него на 1 часть ассимилированного углерода приходится 40—45 частей окисленного азота. Нитратный микроб менее чувствителен к органическим веществам, но в то же время резко отрицательно относится к аммонийным солям, особенно к углекислому аммонiu.

Таким образом, идущий в крупном масштабе в природе процесс нитрификации в почве осуществляется только благодаря тесному сожительству нитрозных и нитратных микробов.

Исследования серных и нитрифицирующих микробов установили только самый факт синтеза органического вещества на счет

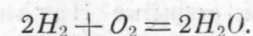
химической энергии. Каковы продукты этого синтеза, совершенно неизвестно, и даже мало надежды на то, что они могут быть точно определены. Тем интереснее было поэтому, с теоретической точки зрения, определить газовый обмен хемосинтеза и сравнить его с таковым фотосинтеза.

Определение газового обмена хемосинтеза сделано было у водородных бактерий. Нужно заметить, что в атмосферном воздухе всегда содержится в небольшом количестве водород (до 0,01%), и так как количество его не увеличивается, то естественно было искать процесса связывания свободного водорода. Еще Соссюр (1838) указал на возможность окисления водорода во время брожений; это указание затем было подтверждено Бёмом (1875) и Иммендорфом (1892). Однако, только в 1905—06 г. Казереру удалось выделить микроб *Bacillus pantotrophus*, который оказался способным синтезировать органическое вещество из минеральных, пользуясь энергией окисления водорода.

Одновременно с работой Казерера была опубликована статья Набоких и Лебедева (1906) об окислении водорода бактериями. Затем Никлевский (1907—1908 г.) напечатал две работы, в которых он приводит данные о синтезе органического вещества окисляющими водород бактериями, при чем, однако, признается, что чистых культур микробов ему получить не удалось.

Наконец, в 1910 году появилась обстоятельная работа Лебедева, который выделил и получил чистую культуру микроба, окисляющего водород в воду. Так как микроб этот отличался от бактерий Казерера, то Лебедев назвал его *Bacillus hydrogenes*.

Изучая газовый обмен *Bacillus hydrogenes*, названный автор пришел к выводу, что энергетический процесс окисления водорода совершается по формуле:



Этот процесс не связан с ассимиляцией углекислого газа и совершается одинаково как в присутствии этого газа, так и в его отсутствии.

Что же касается газового обмена хемосинтеза, то он оказался совершенно тождественным с таковым фотосинтеза, при чем и отношение поглощенного углекислого газа к выделенному кислороду в объемных мерах было равно единице.

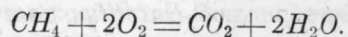
Нельзя не заметить, однако, что автору не удалось непосредственно измерить количество выделенного кислорода; оно определялось по разнице между количеством, которое должно было пойти на окисление водорода по указанной выше формуле, и количеством, которое было израсходовано в действительности. Так как, с другой стороны, молодые культуры, по данным Лебедева, потребляют кислород на рост протоплазмы, и вместе с тем микроб восстанавливает нитраты до газообразного азота, то в результате газовый обмен *Bacillus hydrogenes* представляется слишком слож-

ным, чтобы можно было с безупречной точностью определить соотношение между углекислым газом и кислородом в процессе хемосинтеза. Для окончательного установления этого чрезвычайно важного с теоретической точки зрения пункта необходимы дальнейшие исследования.

В противоположность *Beggiatoa* и нитрифицирующим микробам, окисляющие водород бактерии хорошо развиваются и на органических средах, и при наличии питательных органических веществ питаются сапрофитно.

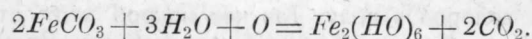
По данным Лебедева *Bacillus hydrogenes* лучше развивается на органических средах, чем на минеральных.

Казерер (1905) показал также, что существуют бактерии, которые окисляют метан в углекислый газ и воду:



Сенгену (1906) удалось выделить микроб *Bacillus methanicus*, который также, повидимому, способен развиваться на чистой минеральной среде.

В природе встречается довольно обширная группа так называемых железо-бактерий, накапливающих в слизистых влагищах своих нитей гидрат окиси железа. Виноградский обратил внимание на эту группу и высказал мысль, что железо-бактерии используют энергию окисления закисных форм железа в окисные по уравнению:



Лиске (1911) удалось выделить бактерию *Spirophyllum tenue*, которая оказалась способной утилизировать энергию окисления закиси железа для синтеза органического вещества.

К числу хемосинтезирующих организмов принадлежат, повидимому, серные бактерии, открытые Натансоном (1902); они окисляют серноватистые соли и, по данным этого ученого, ассимилируют углекислый газ, развиваясь на минеральной среде.

Весьма оригинальную группу представляют открытые Бейеринком анаэробные серные бактерии. Лиске, подробно изучивший представителя этой группы *Thiobacillus thioparus*, нашел, что этот бацилл усваивает углекислый газ карбонатов и бикарбонатов, синтезируя органическое вещество на счет окисления сероводорода, серы, серноватистого и сернистокислого натра. Необходимый для окисления кислород бацилл извлекает из нитратов, восстанавливая их до свободного азота.

Наконец, способностью к хемосинтезу, повидимому, обладают бактерии, окисляющие окись углерода, открытые Казерером. Мы видим, таким образом, что толчок, данный исследованиями Виноградского, способствовал открытию целого мира разнообразных хемосинтезирующих растений, пользующихся наиболее примитивным способом добывания энергии для синтеза органического вещества из минеральных.

В настоящее время область хемосинтеза находится в начальном периоде качественного исследования. Далеко еще не все хемосинтезирующие организмы открыты и далеко не все химические процессы, совершающиеся в природе, выяснены, чтобы уже теперь можно было дать классификацию тех реакций экзотермического характера, которые служат или могут служить источником энергии. Точно также остается совершенно неизвестным, являются ли ближайшими продуктами хемосинтеза углеводы или же другие более сложные органические соединения.

Нельзя не заметить, что деятельность микробов, способных использовать реакции минеральной среды в качестве источника энергии, изучалась преимущественно с точки зрения различных форм дыхания. Самый процесс синтеза органического вещества оставался на втором плане. Помимо больших технических трудностей, неизбежно связанных с такой работой, здесь, повидимому, сыграла роль малая количественная продуктивность хемосинтеза по сравнению с фотосинтезом, а также и та легкость, с которой большинство хемосинтезирующих бактерий переходят к сапрофитному питанию.

II. Синтетическое превращение органических веществ, сопровождаемое усвоением минеральных.

А. Фиксация атмосферного азота.

Как уже было указано выше, по общему химическому составу растение является по преимуществу углеводным, тогда как животное — белковым организмом. Тем не менее, избыток углеводов в растении приходится, главным образом, на мертвые пассивные части скелета, преимущественно клеточные оболочки, и отчасти на клеточный сок, в котором обыкновенно присутствуют углеводы в растворенном состоянии. В составе же растительной протоплазмы, как и в животной, преобладают белковые вещества.

Так как, с другой стороны, белки животных создаются исключительно на счет органического азота, накапливаемого растением, то понятно поэтому, что синтез белков растительным организмом имеет столь же крупное значение, как и синтез углеводов.

В атмосфере, как известно, имеется неисчерпаемый запас газообразного азота, который является в то же время практически единственным источником азотистых соединений в почве, так как минералы, содержащие азот, представляют большую редкость в земной коре. Запасы азота в почве слагаются из аммиачных и азотнокислых соединений и из органических азотистых соединений, представляющих собой мертвые остатки растений и животных, а также азотистые выделения последних.

Что касается расхода связанного азота, то он является последствием, во-первых, горения азотистых органических соединений, а, во-вторых, процесса денитрификации, в котором принимают участие различные микробы, восстанавливающие нитраты до свободного азота.

В настоящее время известно большое число денитрифицирующих микробов (*Bacillus denitrificans*, *Bacillus pyocyaneus*, *Bacillus fluorescens liquaefaciens* и др.), весьма широко распространенных в почве и морской воде.

Кроме того, для сухопутных растений часть связанного и находящегося в почве азота теряется вследствие процессов вымывания и уноса грунтовыми водами нитратов.

Так как, с другой стороны, разложение органических азотистых остатков приводит к образованию аммиака и аммонийных соединений, которые нитрифицирующими организмами переводятся в нитраты, то денитрификация и вымывание должны постепенно истощать запасы органического азота в почве.

Для пополнения этой постоянной убыли связанного азота в неорганической природе существует только процесс образования азотной кислоты в воздухе во время грозы. Сделанные в этом направлении подсчеты показали, однако, что количество азотной кислоты, попадающей в почву вместе с атмосферными осадками, слишком ничтожно для покрытия постоянно совершающегося расхода.

Действительно, практика сельского хозяйства показала, что при культуре хлебных злаков на одном и том же месте, когда с поля постоянно удаляется часть связанного азота вместе с урожаем, почва весьма быстро истощается в отношении азота, и растения начинают испытывать недостаток азота. Отсюда возникает необходимость в азотистом удобрении, которое составляет основу современного сельского хозяйства.

Если на местах, занятых растениями дикой флоры, не ощущается азотного голодания, то, очевидно, должен существовать процесс связывания атмосферного азота, который покрывает убыль его из почвы.

В настоящее время точно установлено, что процесс этот осуществляется деятельностью двух групп бактерий: бактерии первой группы живут в сожительстве с высшими зелеными растениями, главным образом с бобовыми, а бактерии второй группы ведут обычную жизнь сапрофитов в почве.

Процесс связывания азота первой группой бактерий, относимых к виду *Bacterium radiciocola*, был известен из сельскохозяйственной практики еще в древности. Сельские хозяева заметили, что, в противоположность хлебным злакам, бобовые растения не истощают почвы, и злаки, посеянные после бобовых, дают хороший урожай. Это наблюдение и легло в основу севооборота или плодосмена, служащего для поддержания плодородия почвы правильной сменой культивируемых растений. Указания о необходимости сменять посевы злаков посевами бобовых можно найти у Вергилия в его „Georgica“.

Затем агрономы прямыми опытами выяснили, что бобовые обладают способностью связывать атмосферный азот, но механизм этого связывания оставался неизвестным. Только благодаря классическим исследованиям Гельригеля и Вильфарта, которые доказали, что способность бобовых связывать азот тесно связана с образованием на их корнях особых вздутых, называемых клубеньками, вопрос этот получил надлежащее освещение.

Клубеньки эти были изучены Ворониным, Пражмовским, Бейеринком и др. учеными, которые выяснили, что образование вздутый на корнях бобовых происходит вследствие проникновения бактерий в ткань корня. Бактерии эти имеют вид подвижных палочек; они быстро размножаются в клетках корня, увеличиваются в размерах, но затем принимают уродливые инволюционные формы, известные под названием *бактероидов*. После образования бактериоидов развитие бактерий прекращается. Согласно современным взглядам, соотношение между клубеньковыми бактериями и бобовыми вполне подходит под понятие паразитизма, при чем в первый период развития, когда растения еще молоды, бактерии являются паразитами; затем растение-хозяин получает перевес и приостанавливает развитие бактерий действием своих кислых соков и использует связанный ими азот.

В действительности соотношение, повидимому, сложнее; физиологический обмен между бактериями и растением-хозяином начинается, вероятно, с первых же моментов проникновения бактерий в ткань корня, и с этого же времени начинается использование фиксируемого ими азота растением-хозяином.

С биологической точки зрения весьма интересно то обстоятельство, что, будучи сходными морфологически, клубеньковые бактерии распадаются на серию физиологических рас, из которых каждая приспособлена к сожительству лишь с определенным видом бобового. Путем систематических опытов можно в конце концов приучить бактерию одного вида к сожительству с другим видом, например бактерию клевера к сожительству с люцерной, но только в том случае, если взятые виды бобовых близко родственны друг другу.

Как бы то ни было, точными опытами было установлено, что при выращивании в стерилизованной почве без клубеньковых бактерий бобовые не образуют клубеньков на корнях и страдают, подобно другим высшим растениям, от недостатка азота, если его было мало в почве. Приведем для иллюстрации данные опытов Гельригеля и Вильфарта с желтым люпином (*Lupinus luteus*). Растения были разделены на две порции, из которых одни выращивались в стерилизованной почве, а другие в почве, зараженной клубеньковыми бактериями люпина. В результате были получены следующие данные:

	Сухой вес растения в граммах.	Прибыль органическо- го азота в граммах.
Культуры без бактерий (без клубеньков).		
Растение № 1	0,989	— 0,004
„ № 2	0,828	— 0,009
Культуры с бактериями (с клубеньками).		
Растение № 1	38,919	+ 0,973
„ № 2	33,755	+ 0,958

Клубеньковые бактерии были затем выращены в искусственных культурах Бейеринком, Лораном и Мазе (1897). Последнему удалось также доказать их способность связывать свободный азот атмосферы. Мазе приготавливал питательную смесь из отвара листьев бобового растения с прибавкой 20% сахара; в этой смеси таким образом бактериям давалось небольшое количество связанного азота, которое, по мнению Мазе, необходимо для начального развития бактерий. Культуры велись при широком доступе воздуха в тонком слое жидкости.

В результате были получены следующие количества связанного азота:

	Культуры.		
	№ 1	№ 2	№ 3
Количество связанного азота (в мг.) до опыта	62,1	70,7	22,4
Количество связанного азота (в мг.) после опыта	102,9	118,2	45,8
Прибыль	+ 40,8	+ 47,5	+ 23,4

Бактерии образовали массу слизи, как это наблюдается и в клубеньках бобовых; в этой слизи, повидимому, и скопляется фиксированный азот.

Что усвоение свободного азота совершается в клубеньках или, по крайней мере, в корнях, это было доказано опытами Коссовича (1892), который культивировал горох таким образом, что одна порция растений получала газообразный азот только через надземные части, а другая через подземные.

Опыты, произведенные в целях прямого определения усвоения газообразного азота клубеньками, дали отрицательные результаты (Тимирязев 1893, Беляк и Туревич 1915). Можно было, следовательно, думать, что фиксация азота происходит только в самых начальных стадиях развития бактерий; однако, по данным Ноббе и Гельригеля, прибыль связанного растением азота больше сухого веса клубеньков. Так, в одном опыте с горохом прибыль азота составляла 1 гр., тогда как сухой вес клубеньков равнялся всего 0,3 гр. Таким образом, нельзя не признать, что механизм связывания азота клубеньковыми бактериями и передачи его бобовому растению остается совершенно невыясненным.

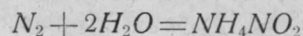
Связывающие атмосферный азот бактерии встречаются также в сожительстве с различными тропическими видами *Rubiaceae* и *Myrsinaceae*, образуя вздутия на листьях. Здесь соительство приняло вполне закономерный характер, так как бактерии находятся в семени растения-хозяина под кожурой и проникают в ткань зародыша только во время прорастания. Фаберу (1912) удалось получить чистую культуру бактерий и доказать, что они связывают свободный азот.

Наконец, образование клубеньков на корнях констатировано у *Alnus glutinosa*, *Elaeagnus*, *Myrica* и *Podocarpus*.

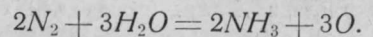
Развитие клубеньков и у этих растений, повидимому, связано с усвоением атмосферного азота, однако, фиксирующий азот организм еще мало изучен. По данным Пекло (1910), у *Alnus glutinosa* и *Myrica gale* образование клубеньков вызывается видами *Actinomyces*.

Как ни важен процесс фиксации азота клубеньковыми бактериями для тех растений, с которыми они сожительствуют, все же в общем круговороте азота он количественно играет второстепенную роль. На первом месте, без сомнения, следует поставить связывание азота сапрофитными микробами, свободно живущими в почве. Первое указание на возможность такого процесса в природе было дано химиком Бертелло (1892); он дал и экспериментальное доказательство, что фиксация азота почвой связана с жизнедеятельностью микробов.

Однако, выделение микробов и точное исследование процесса было произведено впервые Виноградским (1893), применившим разработанный им же метод селективных культур. Так как отыскивался микроб, способный связывать атмосферный азот, то для его выделения Виноградский приготовил питательную среду, совершенно лишенную связанного азота. Среда содержала много сахара, так как фиксация азота сопровождается энергичным разложением сахара, служащего для микроба источником энергии. Выделенный микроб оказался анаэробным организмом, который Виноградским был назван в честь Пастёра *Clostridium Pasteurianum*. Он производит маслянокислое брожение сахара с образованием масляной и уксусной кислот, бутилового спирта, водорода и углекислоты. Фиксация азота происходит, по Виноградскому, путем образования аммиака из азота атмосферы и водорода в момент выделения. По мнению Шоода, реакция идет с образованием азотистоаммонийной соли из азота и воды по формуле:



По мнению Омелянского, реакция протекает по уравнению:



Выделяющийся при этом кислород идет на окисление сахара. *Clostridium Pasteurianum* чрезвычайно распространен в природе; он выделен из почв Старого и Нового Света, при чем разновидности мало уклоняются от типичной формы, найденной Виноградским. В почве микроб живет, повидимому, в симбиозе с двумя аэробными микробами, которые создают для него бескислородную среду и, в свою очередь, пользуются связанным азотом.

В 1901 г. Бейеринку удалось выделить из садовой земли аэробный вид, *Azotobacter chroococcum*, который также оказался способным фиксировать газообразный азот.

Azotobacter гораздо крупнее *Clostridium* и, в противоположность последнему, не образует спор; он вырабатывает пигмент, и

культуры его, особенно на некоторых средах, принимают бурый цвет.

Связывание азота у *Azotobacter* идет весьма энергично; в то время, как на 1 гр. разложенного сахара *Clostridium* связывает всего 2—3 мг. азота, *Azotobacter* фиксирует до 80 мг. Помимо указанных двух микробов, способность связывать азот атмосферы, повидимому, присуща и многим другим бактериям, ведущим сапрофитную жизнь в почве. Нужно заметить, что способность связывать азот обнаруживается только в отсутствии связанного азота в питательной среде. Поэтому возможно, что многие бактерии, не проявляющие способности связывать азот в нормальных условиях питания, в действительности обладают этой способностью.

Что касается имеющихся в литературе многочисленных указаний, что связывать азот способны грибы и водоросли, то пока окончательного подтверждения они не получили. Высшие же зеленые растения совершенно лишены этой способности, как было доказано классическими опытами Буссэно, а также в широком размахе практикой искусственного разведения.

Отсюда ясно, что процесс связывания микробами атмосферного азота важен не только сам по себе, как процесс усвоения элемента минеральной среды для синтеза органического вещества, но он важен так же, как фактор, косвенно усиливающий производительность зеленых растений.

Б. Синтез белков зелеными растениями.

Зеленые растения, как уже было указано выше, лишены способности усваивать газообразный азот атмосферы. Они усваивают этот элемент в виде нитратов и аммонийных соединений почти исключительно из почвы, так как усвоение газообразного аммиака надземными частями практически не имеет значения.

С теоретической точки зрения вполне вероятным представляется также усвоение различных органических соединений азота, которые могут находиться в почве, грунтовых водах и воде водоемов. Насекомоядные растения, усваивающие белковые соединения животного происхождения, бобовые растения, пользующиеся органическим азотом клубеньковых растений, дают нам образчики усвоения органического азота типичными зелеными растениями, не утратившими способности к фотосинтезу. Наконец, рядом специальных опытов выращивания зеленых растений в стерильных условиях было доказано усвоение этими растениями целого ряда азотистых органических соединений. Так, по данным Лютца (1899), различные высшие растения (*Cucurbita*, *Helianthus*, *Zea* и др.) усваивают метиламин, этиламин, пропиламин, бутиламин и аммиак непосредственно, без предварительного превращения в другие соединения.

По новейшим данным Петрова (1917), усваиваются также аспарагин, тирозин и лейцин; точно также усваивается и смесь азотистых соединений, известная под названием пептона Witte.

Целый ряд планктонных, содержащих хлорофилл организмов, повидимому, даже предпочитают органический азот неорганическому и успешно растут в водных средах, где происходят начальные стадии разложения белковых веществ.

Для жизни зеленых растений, однако, усвоение органического азота не имеет существенного значения в природных условиях. Кроме того, оно и не представляет для нас большого интереса, так как в этом случае зеленое растение ничем не отличается от типичного сапрофита, перерабатывающего готовое органическое вещество.

С точки зрения энергетической и синтетической наибольший интерес представляет синтез белков на счет связанного минерального азота.

В состав растительных белков, помимо азота, входят также фосфор и сера. Так как строение молекулы белковых веществ остается неизвестным, то отсутствует и рациональная классификация растительных белков, основанная на их химических свойствах. Известно, во всяком случае, что белки, содержащие фосфор, образуют особую группу и концентрируются преимущественно в клеточном ядре.

Имеющиеся опытные данные показывают, что фосфор усваивается в форме фосфатов, при чем частица фосфорной кислоты вступает в соединение без глубокого изменения и, во всяком случае, без восстановления. По данным Пастернака, в зеленом листе совершается образование из формальдегида и фосфорной кислоты так называемой фитиновой (оксиметилфосфорной) кислоты. Присутствие этой кислоты в растительных тканях было обнаружено Пастернаком, но представляет ли она действительно первый продукт усвоения фосфорной кислоты, очень сомнительно.

По данным Нейберга, фитиновая кислота содержит в своей частице инозит, и потому он предложил ее называть инозит-фосфорной кислотой.

Она образует с кальцием и магнием двойную соль, названную фитином.

Согласно опытам Залесского, усвоение фосфорной кислоты может происходить в выросших органах, например в листьях, но количественно этот процесс не может играть сколько-нибудь значительной роли, при чем никакой связи не существует между усвоением фосфорной кислоты и фотосинтезом.

Поступив в растение в форме фосфатов, фосфорная кислота затем легко дает эфиры с инозитом, глицерином, углеводами. Эфиры эти могут встречаться как в свободном виде, так и входить в состав разнообразных соединений, называемых фосфатидами и нуклеиновыми кислотами, которые, в свою очередь, обыкновенно бывают соединены с белковыми веществами. Накопление фосфор-

ной кислоты происходит в растущих частях; кроме того, обильное накопление ее происходит в период цветения, при чем фосфаты и инозитофосфорная кислота передвигаются в созревающие семена.

В то время как количество фосфора в белках может достигать 6%, количество серы колеблется в пределах от 0,3 до 2,4%. Сера воспринимается в виде сернокислых солей, которые должны подвергаться восстановлению для освобождения серы; в каких частях растения и как происходит это восстановление, остается неизвестным.

В вопросе о синтезе белков главное внимание исследователей привлекал азот, количество которого в разных белковых соединениях колеблется от 15,2 до 19,2%.

Высшие растения могут воспринимать азот в форме аммонийных и азотнокислых солей. Как показали опыты стерильных культур, развитие растений, а следовательно и синтез белков идут одинаково успешно при усвоении тех и других соединений.

При современном состоянии наших знаний механизм синтеза белковых соединений остается неясным в самых существенных своих сторонах. В виду того, что при гидролизе белки распадаются на аминокислоты, естественно предполагать, что синтез их в растительной клетке идет в направлении обратном гидролизу, т.е. начинается с образования аминокислот.

Наличие углеводов и нитратов является необходимым условием для синтеза белков; так как нитраты должны быть восстановлены, то синтез должен сопровождаться приложением энергии, которая может быть получена либо путем окисления углеводов, либо поглощением света. Нельзя не заметить, что в имеющемся довольно обширном опытным материале по этому вопросу энергетическая сторона почти совершенно не разработана.

Можно считать вполне точно доказанным, что синтез белков происходит как в надземных, так и в подземных органах, т.е. на свету и в темноте. Однако, в экспериментальных исследованиях, посвященных этому вопросу, недостаточно резко разграничены первичный и вторичный синтез белков.

Зеленое растение, как известно, не выделяет азота; распад белков, сопровождающий нормальную жизнедеятельность, по мнению Прянишникова, идет до аммиака; однако, аммиак не накапливается в тканях в сколько-нибудь значительных количествах, а переводится в амид аспарагиновой кислоты, в аспарагин, присутствие которого в значительных количествах было констатировано у этиолированных растений.

Аспарагин можно было бы, таким образом, считать первым продуктом синтеза белков. Как показали опыты Петрова с культурами в стерильных условиях, аспарагин усваивается зеленым растением и может быть утилизирован в качестве материала при синтезе белков.

Но само собою разумеется, помимо аспарагиновой кислоты, для синтеза белков необходимы еще и другие аминокислоты. Весьма вероятно, что при вторичном синтезе белков, совершаю-

щемся в прорастающих семенах, клубнях и луковицах, построение частицы белка происходит на счет продуктов гидролиза уже имеющих запасных форм белка, при чем гидролиз этот может идти только до аминокислот или даже только до пептидов. При нормальном развитии растения, повидимому, процесс гидролиза и синтеза белков так и идет без накопления значительных количеств аспарагина.

Может ли идти первичный синтез белков в подземных органах растения? На этот вопрос дается обыкновенно утвердительный ответ, но количественная сторона явления оставляется без достаточного внимания. Между тем, есть немало оснований считать, что первичный синтез белков сосредоточен, преимущественно, в надземных органах и, главным образом, в листьях; если он и совершается в подземных частях, то количественно это не имеет существенного значения. Опыты кольцевания ясно показывают, что развитие надземных частей совершается нормально без притока органического азота из корней. В пользу преимущественного значения первичного синтеза в надземных частях говорят также наблюдения над содержимым ситовидных трубок.

Микрохимические исследования Эммерлинга, Бородина, Монтеверде, Франка показали, что присутствие азотной кислоты можно констатировать во всех надземных частях, за исключением молодых нарастающих верхушек стебля и зеленой паренхимы листьев. Отсюда можно сделать вывод, что редукция нитратов происходит преимущественно в зеленой паренхиме листа. По данным Шимпера (1888), редукция нитратов на свету идет более энергично, чем в темноте; таким образом, естественно возникла мысль, что местом синтеза белков служит хлоропласт, и что этот синтез совершается на счет световой энергии.

Опыты Лорана (1904) показали, что если помещать побеги или листья на растворы сернистой кислоты или калийной селитры и сахара, то прибыль органического азота происходит только на свету, при чем наиболее активное действие обнаруживают синие, фиолетовые и ультрафиолетовые лучи.

Из данных опытов видно также, что для зеленых листьев более пригодны нитраты, а для незеленых пестролистных форм аммиачные соли.

Значение света для синтеза белков обнаружилось также в опытах Годлевского (1903), который выращивал растения в атмосфере без CO_2 , чтобы исключить синтез углеводов. В результате оказалось, что усвоение нитратов происходит одинаково как на свете, так и в темноте; но синтез в темноте задерживается на образовании амида, тогда как на свету он идет до образования белков. С другой стороны, по данным Залесского (1900), в листьях подсолнечника, при обильном притоке углеводов, образование белков в темноте идет столь же энергично, как и на свету.

Наконец, в новейшее время Варбург и Негелейн (1920) показали прямыми опытами, что зеленые клетки действительно редуцируют азотную кислоту при помощи света.

Таким образом, мы можем на основании всех этих данных сделать заключение, что растительная клетка, пользуясь энергией окисления углеводов, способна синтезировать белковые вещества в отсутствии света. При нормальном же развитии зеленого растения синтез белков сосредоточивается, преимущественно, в листьях, при чем в этом процессе находит себе применение редуцирующая способность зеленой пластины, которая при посредстве солнечного света восстанавливает нитраты.

Что касается построения аминокислот на счет углеводов и аммиака или нитратов, то с химической точки зрения такое построение легко осуществимо.

Аминокислоты могут получиться и другим путем, через циановые соединения, при чем первым продуктом органического азота могла бы быть синильная кислота. Кислота эта действительно пользуется весьма широким распространением у зеленых растений, встречаясь преимущественно в форме глюкозидов. В пользу такого представления высказался Трейб (1895, 1905 и 1907) и Францен (1900).

В общем нельзя не признать, что условия синтеза белков остаются неясными, главным образом, вследствие слабой разработки количественной стороны этого явления у растений, находящихся в нормальных условиях развития. Если принять, однако, во внимание необычайную сложность этого процесса и все еще недостаточное знание химической конституции белков, то станет понятно, что процесс усвоения азота зеленым растением все еще находится в первоначальном периоде качественных изысканий.

Заключение.

Подводя итоги нашим современным, все еще очень скудным сведениям о грандиозном процессе синтеза органического вещества в растительном царстве, нельзя не признать, что фиксация солнечной энергии зеленым листом составляет главную ось, вокруг которой вращаются все проявления жизни на земле. Но как ни велико качественное и количественное значение фотосинтеза, как главного источника энергии для живых существ, все же нельзя упускать из виду, что фотосинтез представляет лишь одно из звеньев той цепи, которая связывает все жизненные процессы, совершающиеся на земле. Фотосинтез никогда не мог бы достигнуть такой количественной мощности, если бы армия сапрофитов не ускоряла минерализацию мертвого органического вещества; точно также он был бы поставлен в весьма узкие пределы, если бы другая армия сапрофитов не фиксировала свободного азота.

В общем круговороте органического вещества зеленые растения в своем существовании и развитии настолько тесно связаны с незелеными, что весь растительный мир производит впечатление

грандиозной химической фабрики, где каждое растение в своей химической работе самым тесным образом связано с работой других.

Окидывая мысленно эту стройность построения растительного мира, естественно поставить вопрос, через какие этапы могла пройти эволюция такого построения, когда и каким образом могло возникнуть использование световой энергии для химической работы.

Та необычайная сложность фотосинтетического аппарата, как морфологическая, так и химическая, которую мы наблюдаем у современных хлорофиллоносных растений, совершенно исключает возможность возникновения фотосинтеза в качестве первичной формы синтеза органического вещества вообще.

Чтобы построить пластиду или даже только пигментную систему с хлорофиллом, растение уже должно было обладать другим способом построения органического вещества, способом более простым, не требующим специальной аппаратуры.

Таким способом, без сомнения, мог бы быть хемосинтез. В той форме, в которой он совершается у современных хемосинтезирующих растений, он стоит чрезвычайно близко к химическим процессам, происходящим в минеральной среде. Организм поглощает окисляемое вещество и кислород воздуха и переносит таким образом реакцию окисления внутрь своего тела, чтобы использовать таким путем выделяемую энергию.

Само собою разумеется, что даже и при таком, казалось бы, весьма упрощенном способе использования энергии растение должно располагать соответствующим аппаратом для поглощения и редукции углекислого газа. К сожалению, в настоящее время нет возможности составить себе реальное представление о том, насколько сложен или прост этот аппарат. Не подлежит сомнению только его тесная связь с живой протоплазмой, ее химическим составом и физическим строением. На наличности такого аппарата по существу основано и самое существование протоплазмы у первичных организмов, которые должны были синтезировать органическое вещество из минеральных.

С теоретической точки зрения чрезвычайно интересно то обстоятельство, что основной аппарат синтеза у современных хемосинтетиков, если судить по данным о водородо-бактериях, повидимому, совершенно такой же, как и у фотосинтетиков.

Мы можем, следовательно, представить себе, что первичное население земли состояло из хемосинтезирующих организмов, подобных, например, современным нитрифицирующим бактериям. Накопленное этими организмами мертвое органическое вещество могло дать толчок к специализации в сапрофитном питании. Действительно, среди современных хемосинтетиков мы находим немало форм, сохраняющих способность к хемосинтезу, но могущих питаться также и сапрофитно.

Типичным образцом подобных форм могут служить те же водородобактерии, которые при наличности готового органического питательного материала переходят к сапрофитному питанию.

Некоторые из форм, специализируясь в сапрофитном питании, могли дать начало типичным обязательным сапрофитам, утратившим способность к хемосинтезу. Среди этих форм могли появиться также и фиксаторы атмосферного азота; умножая запас связанного азота в почве, они могли способствовать более пышному развитию флоры хемосинтетиков.

Этим путем могла создаться известная масса живой материи со стройной внутренней организацией и таким распределением химической работы, при котором деятельность хемосинтетиков, сапрофитов и сапрофитных фиксаторов азота взаимно уравнивается.

В такой стройной системе, основанной на хемосинтезе, в сущности, нет никаких органических оснований для перехода к фотосинтезу. Современная нам флора и не дает нам никаких форм, в которых можно было бы увидеть некоторый намек на подобный переход. Все известные в настоящее время хемосинтезирующие организмы не используют световой энергии. Напротив, среди сапрофитных микробов имеются формы, которые ведут световой образ жизни и улавливают свет при посредстве системы пигментов, протоплазматических клеток.

Таковыми являются пурпурные и зеленые бактерии. Так как и те, и другие не могут жить без света, то естественно было искать у них фотосинтеза. Сделанные в этом направлении опыты, однако, не дали определенных результатов. Выделение кислорода, констатированное бактериальным методом, не нашло подтверждения в данных газометрического анализа.

Напротив, имеющийся, — правда, довольно скудный — опытный материал скорее говорит за то, что ни пурпурные, ни зеленые бактерии на свету кислорода не выделяют. По мнению Молиша, более подробно исследовавшего пурпурные бактерии, они неспособны жить на чистой минеральной среде; свет им необходим для переработки готовых органических веществ.

Что касается зеленых бактерий, то они до сих пор еще не выделены в чистых культурах, и потому о питании их почти ничего неизвестно.

Дальнейшее изучение этих организмов, однако, крайне желательно, так как именно здесь можно надеяться найти примитивную форму фотосинтеза. Отсутствие выделения свободного кислорода еще не может служить неоспоримым аргументом в пользу отсутствия фотосинтеза. Для точного решения вопроса необходимо установить, происходит или не происходит поглощение углекислого газа на свету. К сожалению, никаких опытных исследований в этом направлении не сделано. Между тем, у пурпурных и зеленых бактерий мы находим систему пигментов, чрезвычайно близкую к системе типичных зеленых растений.

Согласно новейшим нашим исследованиям, красные пигменты пурпурных бактерий состоят из типичного ликопина и ликопиноидов; пигменты эти настолько близки к пигментам хромопластов

высших растений, что созданный специальный термин бактериопурпурин необходимо просто вычеркнуть и заменить термином ликопин.

Что же касается зеленого пигмента, содержащегося в клетках пурпурных бактерий и известного под названием бактериохлорина, то он на воздухе дает модификацию, оптически весьма сходную с хлорофиллом.

Еще более близок к хлорофиллу зеленый пигмент зеленых бактерий. Оптически этот пигмент настолько близок к хлорофиллу, что его можно было бы принять за модификацию хлорофилла *a* (рис. 23 и 24).

Если бы даже оказалось, что пурпурные и зеленые бактерии действительно неспособны к фотосинтезу, то все же они иллюстрируют нам появление в протоплазме пигментной системы, составляю-

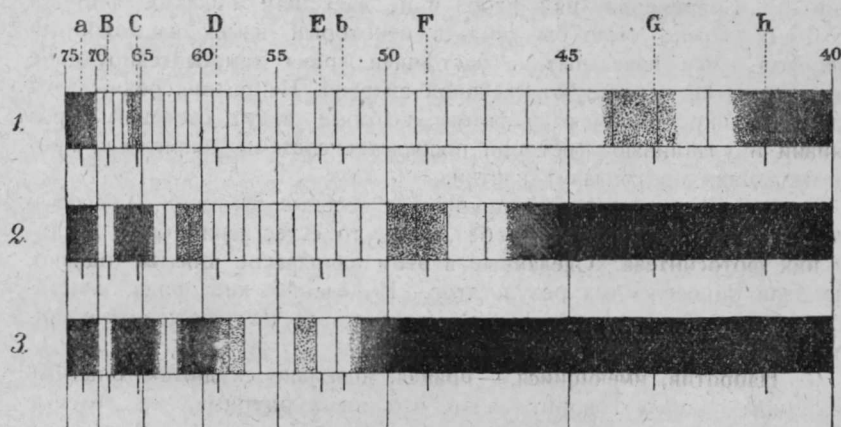


Рис. 23. Спектр поглощения зеленого пигмента, в спиртовой вытяжке из *Pelodictyon clathratiforme* Lauterb. По Монтеверде.

щей основу фотосинтеза. Мы можем представить себе, что у первичных сапрофитов под влиянием переработки разнообразных остатков мертвого органического вещества появились цветные светочувствительные вещества. Эти вещества естественно стали вызывать фотохимические реакции, которые могли затронуть основной синтетический аппарат протоплазмы. Цветные сапрофиты могли использовать эти реакции сначала для синтетической переработки готовых органических веществ, чтобы затем перейти к синтезу органического вещества из минеральных. Не вполне утраченная способность к хемосинтезу могла таким путем возродиться в форме фотосинтеза.

В пользу такого представления говорит, между прочим, факт постепенного приспособления зеленого растения к световому образу жизни. Постепенность эта выражается прежде всего в процессе зеленения: низшие зеленые растения еще сохранили способность накапливать хлорофилл при полном отсутствии света и сапрофитном питании, тогда как высшие утратили ее.

Кроме того, наряду с фотосинтезом и зеленением, у высших растений наблюдается ряд других фотохимических процессов, которые отражаются на анатомическом и морфологическом строении растений и которые отчасти или вполне отсутствуют у низших одноклеточных зеленых растений.

В общем, на основании современных данных можно прийти к выводу, что хлорофиллоносный аппарат возник независимо от

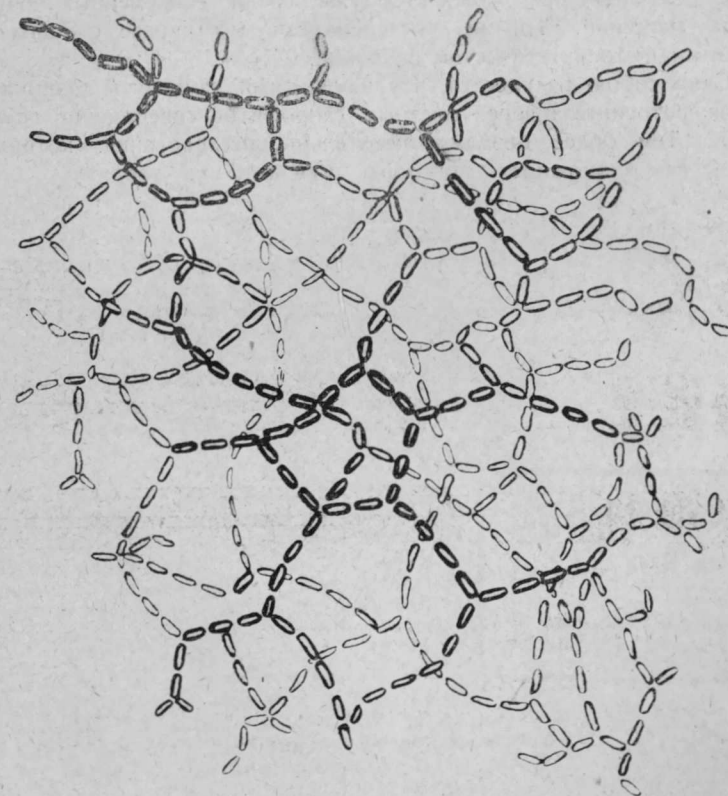


Рис. 24. *Pelodictyon clathratiforme* при увеличении в 3.000 раз. По Перфильеву.

света, и растение лишь постепенно приспособилось к его использованию.

Поэтому среди низших хлорофиллоносных растений есть немало форм, которые ведут в природных условиях сапрофитный образ жизни и пользуются своим фотосинтетическим аппаратом лишь в исключительных случаях.

Такие формы особенно часты среди синезеленых водорослей, которые и по организации клетки довольно близко стоят к пурпурным и зеленым бактериям. Правда, у синезеленых водорослей мы

наблюдаем локализацию пигментов в определенных участках протоплазмы, но все же здесь еще нет настоящих пластид, как нет и настоящего ядра.

Даже среди типичных зеленых водорослей встречаются формы (например *Hydrodictyon reticulatum*), у которых пластида еще не вполне дифференцирована.

Таким образом, постепенность формирования типичного хлоропласта, без сомнения, намечается уже среди современных форм зеленых растений. Той же постепенности мы вправе ожидать и в развитии фотосинтетической функции.

Само собою разумеется, что намечаемый нами путь возникновения фотосинтеза через цветных сапрофитов совершенно гипотетичен. Тем более поэтому желательны исследования, которые дали бы нам возможность построить обоснованную теорию.

Карело-Финская База

Академии Наук СССР

БИБЛИОТЕКА

ЛИТЕРАТУРА.

I. О пластидах.

- Alvarado, S. — Ber. d. d. bot. Ges. XLI. 1923.
 Baumgärtel, O. — Arch. f. Protistenkunde XLI. 1920.
 Belzung, E. — Ann. d. sc. natur. VII série. Botanique. V. 1887.
 — La chlorophylle et ses fonctions. Paris. 1889.
 — Ann. d. sc. natur. XV. 1891.
 — Journal de botanique. 1891 et 1895.
 — Anatomie et physiologie végétale. 1900.
 Boresch, K. — Zeitschr. f. Botanik. VI. 1914.
 Bredow, H. — Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XXII. 1891.
 Боровиков, Г. А. — Изв. Бор. Сада Петра Велик. XIV. 1914.
 Buscalioni. — Boll. Acad. Catania. XXV. 1912.
 Chodat, R. — Arch. sc. phys. et nat. de Genève. XXIII. 1890. XXV. 1891.
 Cholodnyi, N. — Ber. d. d. bot. Ges. XLI. 1923.
 Courchet. — Ann. d. sc. natur. VII série. Botanique. VII. 1888.
 D'Arbaumont. — Ann. d. sc. natur. IX série. Botanique. XIV. 1909.
 Derschau, M. V. — Archiv f. Zellforsch. VI. 1910 u. VII — 1911.
 Dunn, G. A. — Plant World. XIX. 1916.
 Eberdt, O. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXII. 1891.
 Emberger, L. — Arch. de Morphologie. Paris. 1921.
 Famintzin, A. — Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Petersbourg. Nouv. Série. IV. 1893.
 Forenbacher, A. — Berichte d. d. botan. Ges. XXIX. 1911.
 Friedrichs, G. — Jahrbüch. f. wiss. Bot. LX. 1922.
 Godfrin, J. — Ann. d. sc. natur. VI série. Botanique. XIX. 1884.
 Guilliermond, A. — Archives d'anatomie microscopique. XIV. 1912.
 — Revue gén. de botanique. XXV bis. 1914. XXXI. 1919. XXXIII. 1921.
 — Ber. d. d. bot. Ges. XXXII. 1914. Ann. sc. nat. X Ser. I. 1919.
 Hartmann, O. — Arch. f. Zellforschung. 1919.
 Heitz, L. — Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten etc. Strassburg. 1922.
 Kraus, G. — Jahrbüch. f. wiss. Bot. VIII. 1872.
 Kuester, E. — Ber. d. d. botan. Ges. XXIX. 1911.
 Lewitsky, G. — Berichte d. d. bot. Ges. XXVIII. 1910. u. XXIX. 1911.
 Liebaltdt, E. — Lotos. LX. 1912. Ztschr. f. Bot. 1913.
 Linsbauer, K., u. E. Abramowicz. — Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Mat.-nat. Kl. Wien. CXVIII. 1909.
 Любименко, В. Н. — Журн. Русск. Бор. Об-ва I. 1916. II. 1917.
 Meves. — Berichte d. d. bot. Ges. XXII. 1904 XXXIV. 1916. u. Arch. für mikroskop. Anat. und Entw. LXXII. 1908.
 Мережковский, К. — Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Petersbourg. XI. 1901. Scripta Botanica. XXI. 1903. Тр. Каз. Об-ва Ест. 1906.
 Мережковский, К. — Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909.

- Meyer, A. — Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig. 1883.
 — Ber. d. d. botan. Ges. XXIX. 1911. XL. 1922.
 Miller, E. C. — Botan. Gaz. LI. 1911.
 Mikosch, C. — Sitzber. d. k. Acad. d. Wiss. Math. nat. Kl. Wien. XCII. 1885.
 Möbius, — Ber. d. d. bot. Ges. XXXVIII. 1920.
 Mottier, — Ann. of Bot. XXXII. 1918.
 Nicolasi-Roncati, F. — Bull. Soc. bot. Ital. 1912.
 Noack, K. — Zeitschr. f. Botanik. XIII. 1921.
 Pensa, A. — Arch. für Zellforsch. VIII. 1912.
 Ponomarew, A. P. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXII. 1914.
 Randolph, L. F. — Bot. Gaz. LXXIII. 1922.
 Reinke, J. — Ber. d. d. botan. Ges. VI. 1888.
 Rothert, W. — Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1911 u. 1915.
 Rudolph, K. — Ber. d. d. botan. Ges. XXX. 1912.
 Сапегин, А. А. — Исследование индивидуальности пластиды. Одесса. 1913.
 Ber. d. d. bot. Ges. XXXI. 1913. Arch. f. Zellforsch. XIII. 1914.
 Sauvageau, — C. R. Ac. Sc. Paris. CLXV. 1917.
 Scherrer, A. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXI. 1913. Flora. N. F. VII. 1914.
 Schiller, J. — Oesterreich. botan. Zeitschr. LIX. 1909.
 Schimper, F. W. — Botan. Ztg. 1880, 1881 u. 1883. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XVI. 1885.
 Schmidt, E. W. — Zeitschr. f. Botanik. 1912. Progressus rei botanicae. IV. 1912.
 Schmitz, Fr. — Verhandl. d. naturhistor. Vereins d. Preuss. Rheinlande. XL. 1883. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XV. 1884.
 Senn, G. — Die Gestalts und Lagerveränderung der Pflanzen-chromatophoren. Leipzig. 1908.
 — Ber. d. d. bot. Ges. XXVII. 1909. Act. Soc. helv. sc. nat. sess. Genève 1915 (1916). Verh. Naturf. Ges. Basel. XXVIII. 1916. Zeitschr. für Botanik. XI. 1919.
 Trécul, — Ann. Sc. nat. IV, Sér. Bot. X. 1858.
 Zimmermann, A. — Ber. d. d. botan. Ges. VIII. 1890.

II. О пигментах пластид.

- Arnaud, A. — Comptes rendus de l'Acad. d. Sc. Paris. C. 1885. CII. 1886. CIV. 1887. CIX. 1889.
 Boresch, K. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXIX. 1921. Jahrbüch. f. wiss. Bot. LII. 1913. Biochem. Ztschr. CXIX. 1921.
 Borodin, I. — Bot. Ztg. 1882. Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Petersbourg. XI. 1883.
 Borowska, H. u. Marchlewski, L. — Biochem. Ztschr. LVII. 1913.
 Czapek, Fr. — Biochemie der Pflanzen. I. 1922.
 Dhére, C. — C. R. Ac. Sc. Paris. CLVIII. 1914.
 Eder, J. M. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Abt. II. CXXIV. 1915.
 Eisler, M. u. Porthheim, L. — Anz. Akad. Wiss. Wien. LIX. 1922.
 Escher, H. — Zur Kenntnis des Carotins und des Lycopins. Zürich. 1909.
 Gertz, O. — (Bot. Notis. 1918).
 Herlitzka, A. — Biochem. Zeitschr. XXXVIII. 1912.
 Ивановский, Д. — О физическом состоянии хлорофилла в живых листьях. Варшава. 1913.
 — Варшавск. Унив. Известия. 1913. Ber. d. d. botanisch. Ges. XXV. 1907. XXXII. 1914. Biochem. Ztschr. XLVIII. 1913.
 Иванов, Л. А. — Журн. Русск. Бот. Об-ва. IV. 1919.
 Данилов, А. Н. — Изв. Бот. Сада Петра Великого. XVI. 1916. Со списком литературы по фикоциану и фикоксирину.

- Kylin, H. — Zeitschr. f. physiol. Chemie. LXIX. 1910. LXXVI. 1912 u. 1913.
 Любименко, В. Н. — Записки Академии Наук. XXXIII. 1916. Изв. Рос-сийск. Акад. Наук. 1918. C. R. Ac. Sc. Paris. CLXXXIII. 1921.
 Любименко, В. Н. — Бриджмант, В. А. — Окраска растений. Растительные пигменты. Ленинград. 1924. Со списком литературы.
 Marchlewski, L. — Die Chemie des Chlorophylls und ihre Beziehungen zur Chemie des Blutfarbstoffs. Braunschweig. 1909.
 Molisch, H. — Bot. Ztg. 1894, 1895. Ber. d. d. botan. Ges. XIV. 1896. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. CXV. 1906.
 Monteverde, N. A. — Acta Horti Petrop., vol. XIII. 1894. Изв. СПб. Бот. Сада. 1902 и 1907.
 Монтеверде, Н. А., и В. Н. Любименко. — Изв. СПб. Бот. Сада. 1909. Изв. Акад. Наук. 1913.
 Schütt, F. — Ber. d. d. botan. Ges. VI. 1888.
 Stern, K. — Ztschr. f. Botanik. 1921.
 Sorby, — Proc. of the Roy. Soc. London. Vol. XXI. 1873. Journ. of Botany. XIV. 1876. XV. 1877.
 Stokes, G. — Pogg. Ann. der Physik u. Chemie. Ergänzungsband. IV. 1854. Philosophic. Magaz. XXVII. 1864. XXVIII. 1864.
 Stoklasa, J., Serbar, J., und E. Senet. — Beihefte z. Botan. Centralbl. XXX. Abt. I. 1913.
 Tammes, Tine. — Flora. LXXXVII. 1900.
 Тимирязев, К. А. — Спектральный анализ хлорофилла. СПб. 1871.
 Tschirch, A. — Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin. 1884. Pharmac. Centralbl. XXX. 1889. Ber. d. d. botan. Ges. XIV. 1896.
 Tschirch, A. und Ottenberg. — Ber. d. d. botan. Ges. XXII. 1904.
 Tswett, M. — Ber. d. d. botan. Ges. XXIV. 1906. XXV. 1907. XXVIa. 1908. XXIX. 1911. Ber. d. d. chemisch. Ges. XLIV. 1911. Rev. gén. d. sc. pures et appliqués. XXIII. 1912.
 — Физико-химическое строение хлорофилльного зерна. Казань. 1901. Полный перечень литературы о хлорофилле до 1901 года.
 — Хромофиллы в растительном и животном мире. Варшава. 1910.
 Willstätter, R., und A. Stoll. — Untersuchungen über Chlorophyll. Methoden und Ergebnisse. Berlin. 1913.
 Wisselingh, C., van. — Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. XV. 1912. Flora. CVII. 1915.

III. О зеленении и наследственности окраски пластид.

- Alloord, A. H. — Am. Naturalist. LIII. 1919.
 Артари, А. — К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей. Москва. 1903.
 — Ber. d. d. bot. Ges. 1902.
 — К физиологии и биологии хламидомонад. Москва. 1913.
 Askenasy, E. — Bot. Ztg. 1875.
 Baranetzky, J. — Bot. Ztg. 1871.
 Batalin, A. — Bot. Ztg. 1874.
 Bittner, K. — Oesterr. bot. Ztschr. LV. 1905.
 Baur, E. — Ber. d. d. botan. Ges. XXIV. 1906. XXV. 1907. Ztschr. f. Ind. Abst.-und Vererb.-Lehre. I. 1909. IV. 1911.
 — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3 u. 4 Aufl. Berlin. 1919.
 Beijerinck, M. W. — Verhandl. k. Akad. Wetensch. Amsterdam. VI. 1898.
 Boresch, K. — Ztschr. f. Botanik. XIII. 1921. Jahrbüch. f. wiss. Botan. LII. 1913.
 Bierry, H., et J. Languier des Bansels. — C. R. Ac. Sc. Paris. CLIII. 1911.
 Böhm, J. — Landwirtsch. Versuchsstation. XXI.

- Borowska, H., und Marchlewski, L. — Biochem. Ztschr. LVII. 1913.
 Бреславец, Л. П. — Журн. Русск. Бот. Об-ва. III. 1918.
 Burgerstein, A. — Ber. d. d. botan. Ges. XVIII. 1900.
 Charpentier, P. G. — Recherches sur la physiologie d'une algue verte. Sceaux. 1903.
 Chodat, R. — Monographies d'Algues en culture pure. Berne. 1913.
 Christie, W. — Ztschr. f. Ind. Abst.-und Vererb.-Lehre. XXVII. 1921.
 Correns, C. — Ztschr. f. Ind. Abst.-und Vererb.-Lehre. I u. II. 1909. Ber. d. d. botan. Ges. XXVIII. 1910.
 — Sitzungsber. d. Preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. 1919 u. 1920.
 Dahlgren, K. V. O. — Hereditas. II. 1921.
 Dostal, R. — Ber. d. d. botan. Ges. XXVIII. 1910.
 Emerson, R. A. — The Univ. of Nebraska Ann. Rep. of the Agric. Exp. Stat. 1912.
 Ernst, A. — Beihefte z. Botan. Centralblatt. XIX. 1905.
 Ewart, A. — Ann. of Botany. XI. 1897.
 Famintzin, A. — Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St.-Petersbourg. VI. 1866. Bot. Ztg. 1867. Jahrbuch. f. wiss. Botan. VI. 1867 — 68.
 Flahault, Ch. — Bull. d. la Soc. bot. de France. XXVI. 1879.
 Gaidukow, N. — Hedwigia. XLIII. 1904. Scripta botanica. XXII. 1903.
 — Труды Имп. СПб. Об-ва Ест. XXX.
 — Ber. d. d. bot. Ges. XXIV. 1906.
 Görrig, E. — Beih. z. Botan. Zentralbl. XXXV. 1918.
 Gregory, R. P. — Journ. of Genetics. IV. 1915.
 Greilach, H. — Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. M.-n. Kl. Abt. I. CXIII. 1904.
 Hanson, E. K. — The New Phytolog. 1909.
 Heinricher, E. Flora. CIX. 1916.
 Ikeno, S. — Journ. of Genetics. VI. 1916.
 Исаченко, Г. Л. — Изв. СПб. Бот. Сада. IX. 1909.
 Iwanowsky, D., und W. Poloffzoff. — Mém. de l'Acad. Imp. de St.-Petersbourg. XXXVII. 1890.
 Iwanowsky, Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten. XIII. 1903.
 — Варшавск. Унив. Изв. 1902.
 Kajanus, B. — Botaniska Notiser. 1921.
 Kränzlin, G. — Ztschr. f. Pflanzenkrankheit. XVIII. 1908.
 Kuester, E. — Biolog. Centralbl. XXXIX. 1919. Ber. d. d. bot. Ges. XXXVI. 1918.
 Lakon, G. — Ztschr. f. Ind. Abst. u. Vererb.-Lehre. XXVI. 1921.
 Lindstrom, E. W. — Genetics. VI. 1921. Journ. Heredity. XI. 1920.
 Liro, J. Ivar — Ann. Acad. Scient. Fennicae. Ser. A. I. 1908.
 Loew. — Botanisch. Centralbl. XLVIII. 1891.
 Любименко, В. Н. — Изв. СПб. Бот. Сада. V. 1905. Журн. Русск. Бот. Об-ва. I. 1916.
 Lubimenko, V. N. — Comptes rendus de l'Acad. d. Sc. Paris. CXLII. 1906. CXLV. 1907. Ann. d. sc. nat. IX série. VII. 1909.
 — Зал. Акад. Наук. VIII série. XXXIII. 1916.
 — Изв. Главн. Бот. Сада. XX. 1921.
 — Comptes rendus de l'Acad. d. Sc. Paris. CLXXIII. 1921.
 Любименко, В., и А. Паламарчук. — Труды Бюро по прикладн. ботанике. 1916.
 Magnus, W., und B. Schindler. — Ber. d. d. botan. Ges. XXX. 1912.
 Mameli, E. — Atti Istit. Bot. Pavia. XV. 1913. Intern. agr. techn. Rundschau. VI. 1915.
 Mansky, E. — Biochem. Ztschr. CXXXII. 1922.
 Mazé, P. — C. R. Ac. Sc. Paris. CLIII. 1911. C. R. Soc. Biol. Paris. LXXVII. 1914.
 Meyer, A. — Flora. N. F. XI—XII. 1918.
 Miles, F. C. — Journ. of Genetics. IV. 1915.
 Meissner, O. — Naturw. Wochenschr. N. F. 1920.

- Molisch, H. — Ber. d. d. botan. Ges. XIX. 1901. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien. CXXXVII. 1918.
 — Die Pflanzen in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena. 1892.
 Molliard, M. — C. R. Ac. Sc. Paris. CLII. 1911.
 Монтеверде, Н. А. — Изв. СПб. Бот. Сада. 1902.
 Монтеверде, Н. А., и В. Н. Любименко. — Изв. СПб. Бот. Сада. 1909. Изв. Акад. Наук. 1911, 1912 и 1913.
 Надсон, Г. А. — Scripta botan. IV. 1893.
 Nilsson-Ehle, H. — Ztschr. f. Ind. Abst.-und. Vererb.-Lehre. IX. 1913.
 Паладин, В. И. — Труды Харьковск. Об-ва испыт. природы. XXVI. Ber. d. d. botan. Ges. 1891 u. 1902. Rev. gén. de Botanique. IX. 1897.
 Rasmason, J. — Hereditas. I. 1920.
 Reinke, J. — Bot. Ztg. 1885. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. XXX. 1893.
 Richter, O. — Ztschr. z. Pflanzenkrankh. XXV. 1915.
 Schmidt, A. — Beiträge z. Biologie der Pflanzen. XII. 1914.
 Schindler, B. — Ztschr. f. Botan. V. 1913.
 Schull, G. H. — Ber. d. d. bot. Ges. XXXI. 1914.
 Schütt, F. — Ber. d. d. botan. Ges. VI. 1888. VIII. 1890.
 Сидорин, М. — Беретац. опыты и лабор. работы Моск. С.-Хоз. Ин-та. X. 1915.
 Siebert, A. — Ergrünungsfähigkeit von Wurzeln. Kiel. 1920.
 Stomps, T. J. — Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. XXII. 1920.
 Trow, A. H. — Journ. of Genetics. XI. 1916.
 Vogler, P. — Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. XI. 1914.
 Wayer, H. — Proc. Roy. Soc. London. LXXXVII. Ser. B. 1914.
 Wiesner, J. — Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien. 1877.
 Wlodek, J. — Bull. de l'Acad. Polonaise d. Sc. et des lettres. Cracovie. 1920 u. 1921.
 Woods, A. F. — Centralbl. f. Bacteriol. und Parasitenkunde. II Abt. V. 1899. U. S. Dep. of Agric. Bur. of plant-industrie Bull. NO. 18. 1902.

IV. О фотосинтезе.

- Adams, J. — Botan. Gaz. LXX. 1920.
 Amstel, J. E., van. — (Rec. trav. bot. néerlandais. XIII. 1916.
 Angelstein, U. — Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. X. 1911.
 Arcangeli, J. — Bull. d. congrès internationale d. botan. et d'horticult. reuni à St. Pétersbourg. 1884.
 Aubert, E. — Rev. gén. de botanique. IV. 1892.
 Bach, A. — Arch. d. sc. phys. et nat. V. 1898.
 Baker, S. M. — Ann. of Botany. XXVII. 1913.
 Baldasseroni, V. — Ann. di Botanica. IV. 1906.
 Baranetzky, J. — Bot. Ztg. 1871.
 Baumert, K. — Cohn's Beitr. z. Biologie der Pflanzen. IX. 1907.
 Bayer, A. — Ber. d. d. chemisch. Ges. III. 1870.
 Beijerinck, M. W. — Recueil d. travaux botan. néerlandais. I. 1904. Acad. v. Wetensch. te Amsterdam. 1901.
 Beneke, W. — Ztschr. f. Botanik. XIII. 1921.
 Bernard, Ch. — Beihefte z. Botan. Centralbl. XVII. 1904. XIX. 1905. Bull. de l'Herb. Boiss. V. 1905.
 Bernard, Cl. Leçons sur les phénomènes de la vie commun aux animaux et aux végétaux. Paris. 1878.
 Bert, P. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. LXXXIII. 1871.
 Bettini, R. — L'assimilazione del carboni. Livorno. 1902.

- Berthelot, D., et H. Godechon. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CL 1910.
- Blackman, F. F. — Philos. Transact. Roy. Soc. London. B. CLXXXVI. 1895. Ann. of Botany. XIX. 1905.
- Blackman, F. F., and G. L. C. Matthaei. — Proceed. of the Roy. Soc. London. Ser. B. LXXVI. 1905.
- Blackman, F. F., and A. M. Smith. — Ibid. LXXXIII. 1911.
- Blackman, F. F., and D. Thoday. — Proceed. Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXII. 1909.
- Bohlin, K. — Botaniska Studier tillagnade F. R. Kjellman. Upsala. 1906.
- Böhm, J. — Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. M-n. Kl. LXVI. 1872. LXVII. 1873. LXIX. 1874. Landw. Versuchsstat. XXIII. 1879. Bot. Ztg. 1883.
- Bokorny, Th. — Ber. d. d. botan. Ges. VI. 1888. IX. 1891. Landw. Jahrbüch. XXI. 1892. Archiv f. die ges. Physiologie. CXXV. 1908. CXXXVIII. 1909. Biochem. Ztschr. XXXVI. 1911. Centralbl. f. Bact. u. Parasit. XLVII. 1916—1917.
- Studien und Experimente über den chemischen Vorgang der Assimilation. Erlangen. 1888.
- Bonnier, G. — Bullet. scientif. de la France et de la Belgique. 1893. Actes du congrès de 1889 de la Société botan. de France. Revue gén. de botanique. VII. 1895.
- Bonnier, G., et L. Mangin. — Ann. d. sc. natur. VII série. Botanique. III. 1886.
- Borneman, F. — Kohlensäure und Pflanzenwachstum. Berlin. 1920. Ange wandt. Botan. II. 1921.
- Borodin, J. — Труды ЧИО. Об-ва Ест. III. 1872.
- Bot. Ztg. 1878.
- Boussingault. — Agronomie, chimie agricole et physiologie. III, 1864. IV, 1868. Ann. d. sc. nat. V série. X. 1869.
- Briggs, G. E. — Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. XCIV. 1922.
- Brooks, W. — Ueber tägliche und stündliche Assimilation einiger Culturpflanzen. Halle. 1892.
- Brown, H., und F. Escombe. — Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. CXc. 1900. Proceed. of the Roy. Soc. London. Ser. B. LXX. 1902. LXXVI. 1905.
- Brown, H. and Heise, G. W. — Philippine Journ. Sc. C. Bot. XII. 1917.
- Brown, H., and W. E. Wilson. — Proc. Roy. Soc. London. B. LXXVI. 1905.
- Burgerstein, A. — Verhandl. K.-K. zool. botan. Ges. in Wien. LXIII. 1908.
- Cebrian de Besteiro, D., et Michel-Durand. — Rev. gén. bot. XXXI. 1919.
- Chapin, P. — Flora. XCI. 1902.
- Chodat, R., et P. Schweizer. — Arch. d. sc. phys. et natur. IV Periode. XXXIX. 1915.
- Caillietet. — Comptes rendus d. l'Acad. d. Sc. Paris. LXV. 1867. Ann. d. chim. et de phys. IV Sér. XIV. 1868.
- Campbelle, A. V. — Journ. Agric. Sc. IV. 1912.
- Cloez et Gratiolet. — Ann. d. chim. et de phys. III série. XXXII. 1851.
- Cloez. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. LVII. 1863.
- Combes, R. — Ann. d. Sc. natur. IX série. XI. 1910.
- Corenwinder, B. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. LVII. 1863. LXII. 1866. Annales agronomiques. IV. 1878.
- Crato, E. — Ber. d. d. botan. Ges. X. 1892.
- Czapek, F. — Bot. Ztg. 1900. Ber. d. d. botan. Ges. XX. 1902. Naturwissenschaft. 1920.
- Biochemie der Pflanzen. I. 1922.
- Curtius, Th., und J. Reinke. — Ber. d. d. botan. Ges. XV. 1897.
- Curtius, T., und H. Franzen. — Ber. d. d. chemisch. Ges. XLV. 1912. Ann. d. Chem. CCCXC. 1912. CCCC. 1914.
- Daish, A. J. — Biochem. Journ. X. 1916.

- Dangeard, P. A. — Le Botaniste, 1921.
- Daubeny, Chr. — Philos. Transact. Roy. Soc. London. 1836.
- Davis, W. A. — Journ. Agric. Science. VII. 1916.
- Davis, W. A., and A. J. Daish. — Journ. Agric. Sc. VI. 1914.
- Davis, W. A., and G. C. Sawyer. — Ibid. VII. 1916.
- De Fauconpret. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. LVIII. 1864.
- Deherain. — Ann. d. sc. natur. V série. XII. 1869.
- Dehnecke, C. — Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. Bonn. 1880.
- Deleano, N. T. — Zeitschr. f. physiolog. Chemie. LXXX. 1912.
- Demoussy, E. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CXXXVIII. 1903. CXXXIX. 1904.
- Detlefsen, E. — Arbeit. d. botan. Inst. in Würzburg. III. 1888.
- Detmer, W. — Landw. Versuchsstationen. XVI. 1873.
- Dixon, H. H. and Ball, N. G. — Proceed. R. Dublin Soc. XVI. 1922.
- Dixon, H. H., and T. G. Mason. — Nature. XCVII. 1916.
- Draper, W. — Ann. d. chim. et de phys. III sér. XI. 1844.
- A treatise on the forces which produce the organisation of plants. New-York. 1847.
- Dufour, L. — Ann. d. sc. natur. VII série. Botanique. V. 1887.
- Eberhard. — Jahrb. f. Photogr. und Reproduktionstechnik. 1898.
- Engelmann, Th. W. — Bot. Ztg. 1881, 1882, 1883, 1884, 1887, 1888. Pflüger's Archiv f. ges. Physiologie. LVII. 1894.
- Evert, R. — Gartenflora. 1916.
- Ewart, A. J. — Journ. of the Linnean Soc. of London. Botany. XXXI. 1895 u. 1896. Annales of Botany. XI. 1897. XII. 1898. Proceed. of the Roy. Soc. of London Ser. B. LXXX. 1908. LXXXIX. 1915.
- Фаминцын, А. С. — Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы. ЧИО. 1866.
- Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St-Petersbourg. XXVI. 1880.
- Fiori, A. — Boll. della Soc. botan. ital. Firenze. 1902.
- Fincke, H. — Biochem. Ztschr. LII. 1913.
- Fischer, H. — Gartenflora. LXI. 1912. Ber. d. d. botan. Ges. XXXVII. 1919.
- Fischer, J. — Ztschr. f. Elektrochemie. XII. 1906.
- Frank, A. — Sitzungsber. d. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXIII.
- Friedel, J. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXXXII. 1901. CXLII. 1906.
- Гайдуков, Н. — Scripta botanica. XXII. 1903. Hedwigia. XLIII. 1904. Ber. d. d. bot. ges. XXIV. 1906.
- Garreau, D. M. — Ann. d. sc. nat. III série. XVI.
- Gast, W. — Quantitative Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel im Laubblatt. Würzburg. 1917. Ztschr. f. physiolog. Chemie. XCIX. 1917.
- Geneau de Lamarliere. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CXIII. 1891. Rev. gén. d. botanique. IV. 1892.
- Godlewski, E. — Flora. 1873. Arbeit. d. Botan. Institut. in Würzburg. I. 1873.
- Grafe, V. — Ber. d. d. botan. Ges. XXIX. 1910. Biochem. Ztschr. XXXII. 1911.
- Grafe V., und E. Vieser. — Ibid. XXVII. 1909.
- Griffon, E. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXXVII. 1898. CXXXIX. 1899. CXXXV. 1902. CXL. 1905. Ann. d. sc. natur. VIII série, X. 1899. Rev. gén. de botan. XII. 1900.
- Gris, E. — Ann. d. sc. natur. VII série IV. 1857.
- Haberlandt, G. — Jahrbüch. f. wiss. Botanik. XIII. 1882. Ber. d. d. botan. Ges. XXII. 1904. XXIV. 1906. Biolog. Centralbl. XXVII. 1907.
- Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig. 1905.
- Physiologische Pflanzenanatomie. IV. Aufl. 1909.
- Hansen, A. — Arbeit. des Botan. Institut. in Würzburg. II. 1882. Исторический очерк.

- Harder, R. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. LVI. 1915. LX. 1921. Ztschr. f. Botanik. 1923.
- Harroy, M. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXXXIII. 1901.
- Hässelbarth, P., und J. Fittbogen. — Landwirtsch. Jahrbüch. von Nathusius und Thiel. VIII. 1879.
- Hausmann, W. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. XLVI. 1909.
- Heinrich, R. — Landwirtschaftliche Versuchsstationen. XIII. 1871.
- Henrici, M. — Verhandl. d. Naturforsch. Ges. Basel. XXX. 1918 — 1819. XXXII. 1921.
- Herzog, R. O. — Ztschr. f. physiolog. Chemie. XXXV. 1902.
- Ильин, В. С. и Сабянина, М. А. — Труды Петр. О-ва Ест. XLVI. 1916.
- Ingenhouss. — Essay upon végétales. 1779.
- Немецкий перевод „Versuche mit Pflanzen“. 1780.
- Ueber Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens. Перев. G. Fischer. 1798. Оригинал появился в 1796.
- Irving, A. A. — Annales of Botany. XXIV. 1910. XXV. 1911.
- Iwanowski, D. — Ber. d. d. bot. Ges. XXXII. 1914.
- Ивановский, Д. — К вопросу о втором максимуме ассимиляции. Варшава. 1915.
- Jönsson, B. — Bhg. k. Sv. Vet.-Akad. KomdI. Alf. III. XXVIII. Lunds Univ. Arsskr. XXIX. 1893.
- Jodin, V. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CII. 1886.
- Jörgensen, J., and F. Kidd. — Proceed. Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXIX. 1916.
- Jörgensen, J., and W. Stiles. — New Phytologist. XIV. 1915. XV. 1916. XVI. 1917. Обзор новейших работ о хлорофилле и фотосинтезе.
- Josopait, A. — Ueber photosynthetische Assimilationsthatigkeit einiger chlorophyllfreier Chromatophoren. Basel. 1900.
- Jost, L. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXVII. 1895.
- Jumelle, H. — Rev. gén. d. Botanique. IV. 1892. C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. 1891.
- Just, L. — Forschung. auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. V. 1882.
- Kanitz, A. — Ztschr. f. Elektrochemie. 1905.
- Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin. 1915.
- Kassowitz, M. — Wissenschaftl. Ergebnisse d. intern. bot. Kongress. Wien. 1905.
- Kegel, W. — Ueber den Einfluss von Chloroform und Aether auf die Assimilation von Elodea canadensis. Göttingen. 1905.
- Kernbaum, M. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXLVIII u. CXLIX. 1909.
- Kimpflin, G. — Essai sur l'assimilation photochlorophyllienne du carbone. Lyon. 1908.
- Kisselew. — Beih. z. Botan. Centralbl. XXXII. 1914.
- Klein, R. u. Reinau, S. — Chemikerzeitung. 1914.
- Knierp, H. — Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrotherapie. VII. 1914.
- Knierp, H., and F. Minder. — Ztschr. f. Botanik. I. 1909.
- Kny, L. — Ber. d. d. botan. Ges. XV. 1897.
- Kohl, F. G. — Ber. d. d. botan. Ges. XV. 1897. XXIV. 1906.
- Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung. Leipzig. 1902.
- Kolkwitz, R. — Ber. d. d. botan. Ges. XVII. 1899.
- Körösy, K., v. — Ztschr. f. physiolog. Chemie. LXXXVI. 1913.
- Kostytshew, S. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXIX. 1921.
- Журн. Русск. Бот. Об-ва V. 1921.
- Крашенинников, Ф. Н. — Накопление солнечной энергии в растениях. Москва. 1901.
- Rev. gén. de botanique. XXI. 1909.
- Kreman, R., u. Schniderschitsch, N. — Anz. Kais. Akad. Wiss. Wien. 1916.
- Krogh, A. — Scand. Archiv v. Physiolog. XX. 1908.

- Kreusler, U. — Landwirtschaftl. Jahrbücher. XIV. 1885. XVI. 1887. XVII. 1888. XIX. 1890.
- Kylin, H. — Ztsch. f. physiolog. Chemie. CI. 1918.
- Laurent, J. — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques. Lille. 1903. Rév. gen. de botanique. XVI. 1904.
- Linsbauer, L. — Beihefte z. Botan. Centralbl. X. 1901.
- Linsbauer, K. — Flora. N. F. IX. 1916.
- Loeb, W. — Ber. d. d. chemisch. Ges. XXXVII. 1904.
- Landw. Jahrbücher. XXXV. 1906.
- Biochem. Ztschr. XXXI. 1911. XLIII. 1912.
- Lommel, E. — Pogg. Ann. d. Phys. und d. Chemie. CXLV. 1872.
- Lubimenko, V. — Rev. gén. d. botanique. XVII. 1905. XX. 1909. XXIII. 1911. C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXLIII. 1906. CXLV. 1907. CLXXVIII. 1923.
- Изв. Акад. Наук Спб. 1907 и 1915. Ann. d. sc. natur. IX série. VII. 1909.
- Труды Петрогр. Об-ва Ест. XLV. 1914.
- Изв. Бот. Сада. 1916. Изв. Научного Ин-та имени П. Ф. Лесгафта. IV. 1921.
- Содержание хлорофилла в хлорофильном зерне и энергия фотосинтеза. Спб. 1910. Труды Имп. Спб. Об-ва Ест. XII. 1910.
- Любименко, В. Н. и Т. Б. Форш. — Изв. Научн. Ин-та Лесгафта VI. 1922.
- Lundegårdh, H. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. LIII. 1914. Svensk. bot. Tidskr. XV. 1921. Angev. Botanik. IV. 1922. Biolog. Centralbl. XLII. 1922.
- Macchiati, L. — Bollet. d. Soc. dei Naturalisti di Napoli. XVI. Boll. d. Soc. botanica italiana. 1901. 1902. 1903. Rev. gén. de botanique. XV. 1903. Nuovo Giorn. Botan. XII. 1905.
- MacDugal, D. T. — Journ. of Linn. Soc. of London. Botany. XXXI. 1895 — 97. Memoirs of the New-York Botanic Garden. II. 1903.
- Magnus, W. u. Sshindler, B. — Ber. d. d. bot. ges. XXX. 1912.
- Maquenne, L., et E. Demoussy. — Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère. Paris. 1913.
- MacLean, F. T. — Ann. of Botany. XXXIV. 1920.
- Matthaei, G. L. C. — Ann. of Botany. XVI. 1902. Philosoph. Transactions of the Roy. Soc. of London. XC VII. 1904.
- Mayer, A. — Landw. Versuchsstat. XL. 1892. u. 1895.
- Mazé, P. — Ann. d. l'Inst. Pasteur. XVI. 1902. XVIII. 1904. C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CLX. 1915.
- Mazé, P., et A. Perrier. — Ann. d. l'Inst. Pasteur. XVIII. 1904.
- Meyer, A. — Bot. Ztg. 1882. u. 1885. Landwirtschaft. Versuchsstat. XXI. 1878. Ber. d. d. botan. Ges. XXXV. 1917. XXXVI. 1918.
- Meyer, A., and N. Deleano. — Ztschr. f. Botanik. III. 1911. V. 1913.
- Michel-Durand, E. — Rev. gén. botan. XXX. 1918. XXXI. 1919.
- Miller, E. — Journ. agric. Rer. X. 1917.
- Moll. — Landwirtschaftl. Jahrbüch. VI. 1877.
- Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg. II. 1878.
- Molisch, H. — Bot. Ztg. 1904.
- Zur Lehre von der Kohlensäureassimilation. Jena. 1905. Sitzber. d. Akad. Wiss. Wien. 1918. Ber. d. d. botan. Ges. XXXIX. 1921.
- Molliard, M. — Rev. gén. de botanique. XIX. 1907.
- Moore, B. — Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXVII. 1914.
- Moore, B., and T. A. Webster. — Proc. Roy. Soc. London. B. LXXXVII. 1913.
- Montemartini, L. — Atti dell'Istit. botanico di Pavia. 1893. N. Ser. IV u. IX.
- Morgen, A. — Bot. Ztg. 1877.
- Müller, A. — Die Assimilationsgrösse bei Zucker und Stärkeblätter. Jena. 1904. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XL. 1904.

- Müller, N. J. C. — Botan. Untersuchungen. I. 1872.
 Надсон, Г. А. — Труды СПб. Об-ва Ест. XX. 1889.
 Nakano, H. — Journ. Coll. Sc. Tokyo. 1917.
 Nizza, S. — Malpighia. XX. 1906.
 Osterhout, W. J. V. and Haas, A. R. C. — Journ. of. gen. Phys. I. 1918.
 Pantanelli, E. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXXIX. 1903.
 Parkin, J. — Biochem. Journ. VI. 1911.
 Passerini, N. — Nuovo Giorn. bot. Ital. Firenze. I. 1901. Bo. d. Soc. bot. Ital. 1902.
 Pfeffer, W. — Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg. I. 1871. Bot. Ztg. 1872. Pogg. Ann. d. Chim. und d. Physik. 1873. Ber. d. kgl. sächsische Ges. d. Wiss. 1896.
 Pick, H. — Botan. Centralbl. XI.
 Plaetzner, H. — Untersuchungen über die Assimilation und Atmung von Wasserpflanzen. Würzburg. 1917.
 Plaster, W. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. XI. 1912.
 Plancher, G., e G. Ravenna. — Rendiconti d. Acad. d. Lincei. CCCH. 5. XIII. 1904.
 Polacci, G. — Rendiconti d. R. Istit. Lombardo di sc. e lettr. Milano. II. Ser. XXXIV. 1901.
 — Atti Istit. bot. di Pavia. VIII. 1902. XIII. 1907. Boll. d. Soc. bot. Ital. 1903.
 Prillieux. — Ann. d. sc. nat. V série. 1869.
 Priestley, J. — Philos. Transact. London. LXII. 1772.
 Pringsheim, N. — Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin. 1879. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XII. 1880. XIII. 1882.
 — Ber. d. d. botan. Ges. 1886.
 Прянишников, И. М. — Труды СПб. Об-ва Ест. VIII. 1877.
 Пуриевич, К. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. LIII. 1913.
 Raucken, H. — Acta Soc. pro Fauna et Flora. Fennica. XXXIX. 1914.
 Ravenna, C. — Atti R. Acc. del Lincei. XXV. 1916.
 Regnard, P. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. 1885.
 Reinhard und Suschkoff. — Beihefte z. Botan. Centralbl. XIX. 1905.
 Reinke, J. — Bot. Ztg. 1882, 1883, 1884. 1885. Ber. d. d. chemisch. Ges. XIV.
 Reinke, J., und E. Braunmüller. — Ber. d. d. botan. Ges. XVII. 1899.
 Reinke, J., und Curtius. — Ber. d. d. botan. Ges. XV. 1897.
 Reinke, J., und Krätzschar. — Unters. aus d. botan. Laborat. in Göttingen. 1883.
 Reinau, E. — Kohlensäure und Pflanzen. Halle. 1920. Angew. Botanik. II. 1921.
 Richards, H. M. — Acidity and Gas interchange in Cacti. Washington. 1915.
 Richards and Mac Dougal. — Bull. of the Torrey Bot. Club. 1904.
 Richter, A. — Rev. gén. de botanique. XIV 1902. Изв. Акад. Наук. СПб. 1912, 1914.
 Рихтер, А. А., и Е. М. Коллергорская. — Изв. Акад. Наук. СПб. 1915.
 Robertson, K. A., Irvine J. C., and M. E. Dobsan. — Biochem. Journ. IV. 1909.
 Rosé, E. — Ann. Sc. nat. Botan. IX-e Sér. XVII. 1913.
 Rulf, J. — Ztschr. f. allg. Physiol. VI. 1907.
 Sachs, J. — Bot. Ztg. 1862. 1864. Flora. 1863, Arbeit. d. Bot. Institut. in Würzburg. III. 1884.
 Сапожников, В. В. — Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. Москва. 1890.
 — Ber. d. d. botan. Ges. VIII. 1890. XI. 1893.
 — Белки и углеводы зеленых листьев как продукты ассимиляции. Томск. 1894.
 Saussure, Th. — Recherches chimiques sur la végétation. Paris. 1804.
 Schimper, A. F. W. — Bot. Ztg. 1885.
 Schindler, B. — Ztschr. f. Botanik. 1913.

- Schloesing, Th. fils. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXV. 1892. CXVII. 1893. Annales d. l'Institut. Pasteur. VII.
 Schroeder, H. — Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäure-Assimilation und ihre Grundlagen. Jena. 1917. Die Stellung der grünen Pflanze im irdischen Kosmos. Berlin. 1920.
 — Flora. XCIX. 1908—1909. Naturwissenschaften. 1918.
 Schryver, S. B. — Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXII. 1910.
 Schützenberger, P., et E. Quinquaud. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. LXXVII. 1873.
 Schwartz, F. — Untersuch. aus d. botan. Inst. zu Tübingen. I. 1881—85.
 Seeländer, K. — Beihefte z. Botan. Centralbl. XXIV. 1909.
 Sénéquier. — Mémoires physico-chimiques sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les étres de trois regnes de la nature et surtout ceux du regne végétal. Genève. 1782.
 — Recherches sur l'influence de la lumière solaire pour métamorphoser l'air fixe en air pur par la végétation. Genève. 1783.
 — Physiologie végétale. Genève. 1800.
 Siegfried, M. — Ztschr. f. physiolog. Chemie. XLIV. 1905.
 Siemens, B. — Forsch. auf d. Geb. d. Agrikulturphys. V.
 Smith, A. M. — Ann. of Botany. XXXIII. 1919.
 Spoeher, H. A. — Biochem. Ztschr. LVII. 1913.
 Spoeher, H. A. and Megee, J. M. — Carnegie Inst. Washington. № 325. 1923.
 Stahl, E. — Bot. Ztg. 1894. Ztschr. f. Naturwissensch. XVI. 1883.
 — Zur Biologie des Chlorophylls. Jena. 1909.
 Stanescu, P. P. — C. R. Ac. Sc. Paris. CLXXVIII. 1924.
 Stern, K. — Ztschr. f. Botanik. 1921.
 Stoklasa, J. — Biochem. Ztschr. XVIII. 1920.
 Strakosch, S. — Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Abt. I. CXVI. 1907.
 Strohmer, F., und A. Stif. — Oesterr.-Ungar. Ztschr. f. Zuckerindustrie und Landwirtschaft. 1904.
 Stutzer, A. — Ber. d. d. chem. Ges. 1878.
 Temme, F. — Ber. d. d. botan. Ges. I.
 Teodoresco, E. — Ann. d. sc. nat. VIII série. X. 1899.
 Thoday, D. — Proceed. Roy. Soc. of London. Ser. B. LXXXII. 1909 u. 1910.
 Tlebbes, K., u. Uphof, J. C. — Landw. Jahrbüch. LVI. 1921.
 Pimiriazeff, K. — Bot. Ztg. 1869. C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. LXXXIV. 1877. CH. 1886. CX. 1890. Ann. d. chim. et de phys. V série. XII. 1877. Ann. d. sc. natur. I série. Botanique. II. 1885. Proceed. of the Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXII. 1904.
 — Труды СПб. Об-ва Ест. XIII. 1882. Известия Петровск. Акад. II. 1884. Дневник VI съезда русск. ест. и врачей. СПб. 1879.
 — Спектральный анализ хлорофилла. СПб. 1871.
 — Об усвоении света растением. СПб. 1875.
 — Фотохимическое действие крайних лучей видимого спектра. Москва. 1893.
 Treboux, O. — Flora. XCII. 1907. Ber. d. d. bot. Ges. XXVII. 1909.
 Tschirch, A. — Abhandl. aus d. Botan. Verein d. Prov. Brandenburg. XXIV.
 Tswett, M. — Ber. d. d. botan. Ges. XXV. 1907.
 Ursprung, A. — Bibliotheca bot. LX. 1903. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXVI. 1918. XXXV. 1917.
 Uscher, F. L., and J. H. Priestley. — Proceed. of the Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXVII. 1906. LXXXVIII. 1906. LXXXIV. 1911.
 Stoklasa, J., und Zdobnický, W. — Bioch. Ztschr. XXX. 1911.
 Stoklasa, J., Sebar, J., und W. Zdobnický, — Biochem. Ztschr. XLI. 1912. XLVII. 1912.
 Van Tieghem, Ph. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. LXIX.
 — Traité de botanique. I. Paris. 1891.
 Villon, A. — Rev. scientifique. IV série. I. 1894.
 Vöchtling, H. — Bot. Ztg. 1891.
 Wager. — Proceed. Roy. Sec. London. Ser. B. LXXXVII. 1914.

- Вальтер, О., Красносельская, Т., Максимов, Н., и В. Мальчевский, — Изв. Акад. Наук. 1911.
 Warburg, O. — Biochem. Ztschr. C. 1919. CHI. 1920.
 Warburg, O., Negelein, F. — Ztschr. f. Physiolog. Chemie. CHI. 1922. CVI. 1923.
 Warner, C. H. — Proceed. Roy. Soc. London. Ser. B. LXXXVII. 1914.
 Weber, F. — Arbeit. d. bot. Inst. in Würzburg. II. 1882.
 Weigert, C. — Die chemische Wirkungen des Lichtes. Stuttgart. 1911. Ztschr. f. wissensch. Photographie. XI. 1912.
 Weiss, F. — C. R. de l'Acad. d. Sc. Paris. CXXXVII. 1903.
 Wieler, A., und R. Hartleb. — Ber. d. d. botan. Ges. XVIII. 1900.
 Wiesner, J. — Flora. 1874. Bot. Centralbl. X. 1882.
 — Lichtgenuss der Pflanzen. 1907.
 Willstätter, R., und A. Stoll. — Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin. 1918.
 Winkler. — Jahrbuch. f. wiss. Botanik. XXXIII. 1898.
 Wolkoff, A. — Jahrbuch. f. wiss. Botanik. V. 1866 — 67. Зап. Новоросс. У-ра. XVII. 1875.
 — Die Lichtabsorption in den Chlorophylllösungen, Heidelberg. 1876.
 Wollny, E. — Forschung. auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik. XVII. 1894.
 Wright, C. — Americ. Journ. of. Botany, VII. 1921.
 Wurmser, R. — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne, Paris. 1921.

V. О хемосинтезе.

- Böhm, J. — Sitzber. d. k. Ak. d. Wiss. Wien. I. Abt. LXXI. 1875.
 Boulanger et Massol. — Ann. d. l'Institut Pasteur. XVII 1903, XVIII. 1904.
 Beijerinck. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XI. 1903.
 Beijerinck u. Minkman. — Centralbl. Bakt. II Abt. XXV. 1910.
 Coleman. — Centralbl. f. Bakteriologie. II Abt. XX. 1908.
 Godlewski. — O nitryfikacyi amoniaka. Krakow. 1896.
 Hinz. — Ber. d. d. botan. Ges. XIX. 1901. XXI. 1903.
 Heraeus. — Ztschr. f. Hygiene. I. 1886.
 Hoppe-Seyler. — Ztschr. f. physiol. Chemie. X. 1886.
 Hueppe, F. — Wissenschaft. Ergebnisse d. intern. botan. Kongress. Wien. 1905.
 Jegunow. — Arch. d. Sc. biolog. Petersbourg. III. 1895. Centralbl. f. Bakt. II. Abt. II. 1896. III. 1897. IV. 1898.
 Kaserer, H. — Centralbl. f. Bakteriologie. II Abt. XVI. 1906. Ztschr. f. landw. Versuchswesen. Oesterreich. 1905.
 Keil. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. XI. 1912.
 Lauterborn. — Ber. d. d. botan. Ges. XXV. 1907.
 Lebedeff, A. — Biochem. Ztschr. VII. 1907. Ber. d. d. bot. Ges. XXVII. 1909.
 — Исследование хемосинтеза у Bacillus hydrogenes. Одесса. 1910.
 Lieske. — Ber. d. d. botan. Ges. XXX. 1912. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. Abt. 6. 1912. Jahrb. f. wiss. Botan. XLIX u. L. 1911. Centralbl. f. Bakt. II. Abt. XLIX. 1919.
 Molisch, H. — Die Eisenbakterien, Jena. 1910. Centralbl. Bakteriologie. Abt. II. XXXIII. 1912.
 Nabokich, A. J., und A. F. Lebedeff. — Centralbl. f. Bakteriologie. II Abt. XVII. 1906.
 Nathansohn. — Mitt. der Zool. Station. Neapol. XV. 1902.
 Niklewski, B. — Bull. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1907. Jahrbuch. f. wiss. Botan. XLVIII. 1910.
 Надсон, Г. А. — Микроорганизмы как геологические деятели. СПб. 1903.
 Omelianski, W. — Centralbl. f. Bakteriologie. II Abt. V. 1892. IX. 1902. XIV. 1905.
 — Основы микробиологии. IV изд. Петроград. 1922.
 Saussure, Th. — Mém. d. la Soc. de phys. et d'histoire natur. de Genève. VIII. 1839.

- Schlösing et Müntz. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. LXXXIV. LXXXV. LXXXVI. LXXXVIII. 1877 — 79.
 Söhngen. — Centralbl. f. Bakteriologie. Abt. VI. XV. 1906.
 Winogradsky, S. N. — Bot. Ztg. 1887. Ann. d. l'Institut Pasteur. IV. 1890. V. 1891. III. 1889. Arch. d. Sc. biolog. Pétersbourg. I. 1892.
 Виноградский, С., и В. Омелянский, — Архив биол. наук. VII. 1899.

VI. О фиксации свободного азота.

- Aeby. — Landwirtsch. Versuchsstationen. XLVI. 1896.
 Breal. — Ann. agronom. XVIII. 1893.
 Briosi. — Rendic. Acad. Roma. XIX. 1910.
 Bouillhae. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXXXIV. 1896.
 Баранецкий. — Об усвоении растениями свободного азота. Киев. 1894.
 Beijerinck. — Centralbl. f. Bakt. II. Abt. VII. 1901. Bot. Ztg. 1888.
 Beijerinck u. van-Delden. — Centralbl. f. Bakt. II. Abt. IX. 1902.
 Berthelot. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXVI. 1893.
 Bottomly. — Ann. of Botany. XXVI. 1912.
 Bredemann. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXII. 1908. XXIII. 1909.
 Burgeff. — Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena. 1909.
 Czapek. — Beitr. z. chem. Physiol. und Pathologie. II. 1902.
 — Biochemie der Pflanzen. d. II. Jena. 1920.
 Frank. — Landwirtsch. Jahrbuch. XVII. 1888. XXI. 1892. Bot. Ztg. 1893.
 — Die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff. Berlin. 1888.
 Froelich. — Jahrbuch. f. wiss. Botan. XLV. 1907.
 Faber. — Jahrbuch. f. wiss. Botan. LI. 1912.
 Gerlach und Vogel. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. VIII. 1902. X. 1903.
 Grandeau. — Cours d'agriculture de l'école forestière. Paris. 1879.
 Charpentier. — Ann. d. l'Institut Pasteur. XVII. 1903.
 Chester. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. X. 1903.
 Coates and Dodson. — Journ. of the Am. Chem. Soc. V. 1896.
 Hellriegel und Willfarth. — Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Berlin. 1888.
 Haselhoff und Bredemann. — Landw. Jahrbuch. XXXV. 1906.
 Hartleb u. Stutzer. — Centralbl. f. Bakt. IV. 1898.
 Hiltner. — Centralbl. f. Bakteriologie. II. Abt. VI. 1900.
 Fischer. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XII. 1904.
 Jacobitz. — Ztschr. f. Hygiene. XLV. 1903.
 Lemmermann. — Landw. Versuchstat. LXXXIII. 1910.
 Heinze. — Landw. Jahrbuch. XXXV. 1906. Centralbl. f. Bakt. II Abt. XVI. 1906. Jahresber. d. Ver. f. angew. Botanik. VIII. 1910.
 Исаченко, Б. Л. — Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана. Петроград. 1914.
 Kaserer. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXX. XXXI. 1910 — 11.
 Koch, A. — Centralbl. f. Bakteriologie. II Abt. XXXI. Ztschr. f. Botanik. IV. Handb. d. techn. Mycol. III.
 Kossowitz, P. — Botan. Ztg. 1894. Труды Сиб. О-ва Ест. XXVI. 1896.
 Krzemieniewski. — Bull. d. l'Acad. de Cracovie. 1908.
 Keutner. — Wiss. Meeresuntersuchung. N. F. VIII. 1904.
 Mazé. — Ann. d. l'Institut Pasteur. XII. 1897.
 Jamieson. — Agricultural Assotiation. Aberdeen. 1905. Ann. d. la Soc. agronom. I. 1908.
 Nobbe und Hiltner. — Landw. Versuchstat. XXXIX. 1891. LII. 1899.
 Kövessi. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXLIX. 1909. CLII. 1911. Centralbl. f. Bakt. II. Abt. XXXV. 1912.
 Krueger u. Schneidewind. — Landw. Jahrbuch. XXIX. 1900.
 Kruyff. — Bull. dep. agr. Indes néerland. IV. 1906. Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXVI. 1910.
 Latham. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXVI. 1910.

- Lanck. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. IV. 1898. V. 1899.
 Lawes, Gilbert and Pugh. — Philos. Transact. Roy. Soc. London. V. 1862.
 Liebscher. — Jahrbüch. f. Landw. XLI. 1893.
 Lindner u. Nauman. — Wochenschr. f. Brauerei. 1914.
 Lipman, Ch. B. — Journ. of Biolog. Chemistry. XIX. 1911.
 Lipman, I. G. — Jersey Stax. Rep. XIV. 1905.
 Löhnis u. Pillai. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XIX. 1907. XX. 1908.
 Löhnis u. Westermann. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXII. 1909.
 Lotsy. — Koch's Jahresber. V.
 Lutoslawski. — Deutsch. Landw. Presse. XXV. 1898.
 Mamelie Pollacci. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXXII. 1912.
 Miehe. — Ber. d. d. bot. Ges. 1911—1916. Jahrbüch. f. wiss. Bot. LIII. 1913. LVIII. 1917.
 Moore. — U. S. Dept. Agr. Bor. Plant. Industr., Bull. 71. 1915.
 Muenster. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXXIX. 1914.
 Николаева. — Архив биолог. наук XVIII. 1914.
 Омельянский, В. Л. — Архив Биолог. Наук. XVIII. 1914. XIX. 1915. XX. 1916.
 — Журнал Микробиологии. III. 1916.
 — Связывание атмосферного азота почвенными микробами. Петроград. 1923.
 С полным списком литературы.
 Peklo. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXVII. 1910.
 Pennington. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXXII. 1911.
 Perotti. — Ann. di Botanica. — IV. 1906.
 Petermann. — Koch's Jahresber. III.
 Pfeiffer und Franke. — Landw. Versuchsstat. XLVII. 1897.
 Prazmowski. — Landw. Versuchsstat. XXXVII. 1890.
 Pringsheim. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XV. 1905. XVI. 1906.
 Пурлевич. — Ber. d. d. bot. Ges. XIII. 1895.
 Reinke. — Ber. d. d. bot. Ges. XXI. 1903.
 Richter. — Landw. Versuchsstat. LI. 1899.
 Saïda. — Ber. d. d. bot. Ges. XIX. 1901.
 Schloesing et Laurent. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CVI. 1888. CVII. 1889.
 Stahel. — Jahrbüch. f. wiss. Botan. XLIX. 1911.
 Stoklasa. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. IV. 1898.
 Ternetz. — Ber. d. d. botan. Ges. XXII. 1904. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XLIV. 1907.
 Volpino. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XV. 1906.
 Виноградский, С. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXVI. 1893. CXVIII. 1894.
 — Архив Биолог. Наук. III. 1895.
 Zemplen et Roth. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXV. 1909.
 Zikes. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXVI. 1910.

VII. О синтезе белков зелеными растениями.

- Baudisch, O. — Centralbl. f. Bakt. II Abt. XXXII. 1912. Naturwissenschaften. 1914.
 Bach, A. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CXXII. 1896. Biochem. Ztschr. XXXI. 1911. LII. 1913. LVIII. 1914.
 Balicka-Iwanowska. — Bull. Acad. Cracovie. 1906.
 Berthelot et André. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. XLVIII. 1884.
 Berthelot et Gaudechon. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CLII. 1911.
 Baessler. — Landw. Versuchsstat. XXXIII. 1886.
 Бородин, И. П. — Bot. Ztg. 1878.
 Буткевич, В. С. — Регрессивный метаморфоз белковых веществ в высших растениях и участие в нем протеолитического фермента. Москва. 1904.
 — Biochem. Ztschr. XVI. 1909. XLI. 1912. Сборник К. А. Тимирязева. 1916.
 Castaro, N. — Ztschr. f. physiol. Chemie. L. 1906 — 07.

- Сзарек, Fr. — Biochemie der Pflanzen. II. Bd. Iena. 1920.
 Дабихов, И. А. — VI Отч. Лабор. Частн. Землед. Моск. С.-Х. И-та. 1911.
 Ebermayer, E. — Ber. d. d. bot. Ges. VI. 1888.
 Emmerling, A. — Landw. Versuchsstat. LIV. 1900.
 Ермаков, В. В. — Изв. Киевск. У-та. 1908. Журн. Опытн. Агроном. VI. 1905.
 Frank, B. — Ber. d. d. bot. Ges. V. 1887.
 Fischer, E. — Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Protein. Berlin. 1906.
 Герасимов, Д. Э. — VI Отч. Каб. Частн. Землед. Моск. С.-Х. И-та. 1911.
 Godlewski, E. — Anzeig. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau. 1897. Ann. agronomiques. XXIII. 1897. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. 1903.
 Goldberg, I. — Rev. gén. de botan. XI. 1899.
 Hansteen, B. — Ber. d. d. bot. Ges. XIV. 1896. Jahrbüch. f. wiss. Botan. XXXIII. 1899.
 Hebert, A. — Ann. agronomiques. XXIV. 1898.
 Hutchinson and Miller. — Centralbl. f. bakt. II Abt. XXX. 1911.
 Иванов, Л. А. Труды СПб. Об-ва Ест. XXXIV. 1905.
 Иванов, Н. Н. — Исследования над превращением азотистых веществ в дрожжах. Петроград. 1919.
 Iwanoff, M. F. — Landw. Versuchsstat. LV. 1901.
 Калинин, С. И. — VII Отч. Лабор. Частн. Земл. Моск. С.-Х. И-та. 1912.
 Kastle and Elvove. — Amer. Chem. Journ. XXXI. 1904.
 Кизель, А. Р. — Аргинин и его превращение в растениях. Москва. 1916.
 — Ztschr. f. physiolog. Chemie. XLIX. 1906. LX. 1909. LXXV. 1911.
 Kinoshita. — Bull. Univ. Tokyo. II. 1895.
 Kosutany. — Landw. Versuchsstat. XLVIII. 1897.
 Коссович, П. С. — Журн. Опытн. Агроном. 1901.
 Kurano. — Journ. Coll. Agric. Tokyo. I. 1911.
 Kutscher, Fr. — Ztschr. f. physiolog. Chemie. XXXII. 1901.
 Loew, O. — Biochem. Ztschr. XLI. 1912.
 Лебедев, А. Н. — Сельск. Хоз. и Лесоводство. CLXXXVI. 1897.
 Lefevre, J. — Rev. gén. de botanique. XVIII. 1906.
 Локоть, Т. В. — Изв. Моск. С.-Х. И-та. V. 1899.
 Laurent, E., Marchal et Carpioux. — Ann. Agronom. II. 1897.
 Bull. d. l'Acad. de Belgique. III série XXXII. 1896.
 Luetz. — Ann. d. sc. natur. VIII série. Botanique. VII. 1898. Bull. d. l. Soc. botan. de France. XXXII. 1905.
 Maliniak, M. — Rev. gén. de botan. XII. 1900.
 Mazé, P. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CLV. 1912.
 Mayer, Ad. — Landw. Versuchsstat. LV. 1901.
 Molisch, H. — Botan. Centralbl. XXXIV. 1888.
 Монтеверде, Н. А. — Труды СПб. Об-ва Ест. XX. 1889.
 Montemartini. — Atti Istit. bot. d. Pavia. X. 1905.
 Mueller, O. — Landw. Versuchsstat. XXXIII. 1886.
 Muentz. — C. R. d. l'Acad. d. Sc. Paris. CIX. 1889.
 Nakamura. — Bull. Coll. Agric. Tokyo. II. 1897.
 Neuberg, C., und Welde. — Biochem. Ztschr. LX. 1914.
 Палладин, В. И. — Влияние кислорода на распад белковых веществ в растениях. Варшава. 1889.
 — Rev. gén. de botanique. VIII. 1896. XI. 1899.
 Палладин, В. И., и Н. Н. Иванов. — Изв. Акад. Наук. 1912.
 Палладин, В. И., и Крауле. — Biochem. Ztschr. XXXIX. 1912.
 Pasternak. — Rev. gén. de botanique. XII. 1900.
 Перитурин, Ф. Т. — VII Отч. Лабор. Частн. Земл. Моск. С.-Х. И-та. 1912.
 Perotti. — Centralbl. f. Bakter. II Abt. XXIV. 1909.
 Петров, Г. Г. — Изв. Моск. С.-Х. И-та. IV. 1911. V. 1913.
 — Усвоение азота высшим растением на свету и в темноте. Москва. 1917.
 Со списком литературы.
 Прянишников, Д. Н. — Изв. Моск. С.-Х. И-та. 1899. 1905.
 — Журн. Опытн. Агрономии. X. 1910.

- Прянишников, Д. Н. — Тимирязевский сборник. 1916.
 — Ber. d. d. bot. Ges. XXVIII. 1910.
 — Химия растения. II. Москва. 1914.
 — Аммиак как альфа и омега обмена азотистых веществ в растении. Москва. 1916.
 Ритман, Г. И. — VII Отч. Лабор. Частн. Землед. Моск. С.-Х. И-та. 1910.
 Риттер. — Материалы к физиологии плесневых грибов. Воронеж. 1916.
 Сапожников, В. В. — Белки и углеводы зеленых листьев как продукты ассимиляции. Томск. 1893.
 Staniskis. — Bull. Acad. Cracovie. 1909.
 Suzuki, U. — Bull. Univ. Tokyo. II u. III. 1897.
 — Bot. Centralbl. LXXV. 1898. Bull. Coll.
 — Agric. Tokyo. III. 1897—98. IV. 1900.
 Treub. — Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. XIII. 1895. IV. 1905. VI. 1907. VIII. 1909.
 Trier. — Ulber einfache Pflanzenbasen etc. Berlin. 1912.
 Treboux, O. — Ber. d. d. botan. Ges. XXII. 1904.
 Schimper. — Flora. XLVIII. 1890. Bot. Ztg. 1888.
 Шулов, И. — Изв. Моск. С.-Х. И-та. 1899.
 — Исследования в области физиологии питания высших растений etc. Москва. 1913.
 Schulze, E. — Landw. Jahrbüch. VII. 1878. XVII. 1888. XXXV. 1906. Ztschr. f. physiolog. Chem. XXIV. 1898. LXXI. 1911.
 Васильев. — Образование белковых веществ в созревающих семенах. Киев. 1910—1911.
 Zalessky, W. K. — Ber. d. d. botan. Ges. XV. 1897. XVI. 1898. XXIII. 1905. XXV. 1907. XXVII. 1909. Biochem. Ztschr. XXIII. 1909. LV. 1913.
 — Условия образования белковых веществ в растениях. Харьков. 1900.
 Заlessкий и Израильский. — Записки Харьковск. У-та. 1914.
 Заlessкий и Тюков. — там же. 1916.
 Заlessкий и Шаталов. — там же. 1916.
 Zalessky, W. K., und Schatkin. — Biochem. Ztschr. LV. 1913.

VIII. О пурпурных и зеленых бактериях.

- Арциховский, В. М. — Изв. СПб. Бот. Сада. IV. 1904.
 Bencke, W. — Bau und Leben der Bakterien. Leipzig und Berlin 1912.
 Buder, J. — Ber. d. d. botan. Ges. XXXI. 1914.
 Engelmann, Th. — Bot. Ztg. 1888. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie. XLII. 1888.
 Ewart, A. J. — The Journ. of the Linn. Soc. London. Botany. XXXIII. 1897—98.
 Molisch, H. — Die Purpurbakterien. Jena. 1907.
 Любименко, В. Н. — О пигментной системе пурпурных бактерий. Журнал Русск. Бот. Об-ва. 1922.
 Монтеверде, Н. А., и Б. В. Перфильев. — Журн. Микробиологии. I. 1914.
 Надсон, Г. А. — Изв. Бот. Сада. III 1903. XII. 1912.
 Перфильев, Б. В. — Журн. Микробиологии. I. 1914.
 Ray Lankester. — Quart. Journ. of microscop. Sc. New. Ser. XIII. 1878.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ И РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ.

	Стр.		Стр.
Автотрофные растения	13	Сахарные растения	65
Анизофилия	162	Сахарный тростник	134
Аспарагин	181	Светлюбивые растения	157
Афотометрические листья	143	Светофильтры	99; 100
Бактероиды	176	Селективные культуры	178
Бактериопурпурин	186	Сенсибилизатор	137
Бахтериохлорин	186	Серные бактерии	169; 172
Бамбук	134	Синтез белков	14; 179
Водородобактерии	171	Спектрофор	100
Гетеротрофные растения	13	Строма	37
Гортензия	100	Табак	134
Дорзивентральность	162	Теневыносливые растения	157
Железо-бактерии	172	Тенелюбивые растения	157
Желтый души	176	Фикофени	52
Закон минимума	92	Фикоциан	52
Зеленые бактерии	185	Фикозитрин	52
Инозит-фосфорная кислота	180	Фиксация азота	14; 174
Каротин	41	Филлопорфирин	43
Клубеньки корневые	175	Фитин	180
Колокола Сенебье	98	Фитиновая кислота	180
Коэффициент фотосинтеза	62	Фотометрические листья	142; 143
Крахмальные растения	65	Фотосинтез	14; 17
Ксантокаротин	50	Фукоксантин	43
Ксантофилл	41	Хемосинтез	14; 169
Лавровишня	134	Хлоропласты	34
Лейкопласты	35	Хлорофиллаза	43
Ликопин	51; 186	Хлорофилл	40
Липа	134	Хлорофилл <i>a</i>	42
Метил-хлорофиллид	43	„ <i>b</i>	42
Метод счета пузырьков	23	„ <i>c</i>	51
Метод Энгельманна	26	„ <i>d</i>	51
Мозаика листьев	162	Хлорофиллины	51
Нитрификация	170	Хроматическая адаптация	114
Нитрифицирующие микробы	170	Хроматофоры	35
Перистромий	37	Хромопласты	34
Проба Сакса	63	Экономический коэффициент	131
Пурпурные бактерии	185	Этил-хлорофиллид	43
Редиска	166	Этиолирование	143; 149
Родоксантин	51		

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ.

	Срп.		Срп.
<i>Abies nobilis</i> . . . 83; 89; 124; 126; 128; 129; 130		<i>Cactus Opuntia</i>	59
<i>A. Sibirica</i>	158	<i>Calamagrostis sp.</i>	86
<i>Acer Negundo</i> 127; 132; 156		<i>Calluna vulgaris</i>	157
<i>A. platanoides</i> 133; 157; 159		<i>Canna</i>	123
<i>A. Pseudoplatanus</i> 125		<i>C. indica</i>	66
<i>Acetabulariaceae</i> 69		<i>Catalpa bignonioides</i> . . . 55; 57; 72	
<i>Aceinomyces</i> 178		<i>Caryophyllaceae</i> 65	
<i>Aesculus Hippocastanum</i> 156		<i>Cedrela serrulata</i> 156	
<i>Ailanthus glandulosa</i> 159		<i>Caratodon purpureum</i> 119	
<i>Albizzia moluccana</i> 156; 157		<i>Cerotophyllum</i> 25; 88	
<i>Alismaceae</i> 65		<i>Chamaedorea graminifolia</i> . . 86	
<i>Alliaria officinalis</i> 66		<i>Chara</i> 76; 117	
<i>Allium</i> 65		<i>Characeae</i> 71	
<i>A. Cepa</i> 65; 66		<i>Charales</i> 69	
<i>Alnus glutinosa</i> 177; 178		<i>Chenopodiaceae</i> 143; 149	
<i>Amaranthus retroflexus</i> 151		<i>Chlorella</i> 31; 73; 84; 118	
<i>Ampelopsis quinquefolia</i> 127		<i>Ch. pyrenoidea</i> 137	
<i>Andraea petrophila</i> 65		<i>Chrysanthemum coronarium</i> . . 123	
<i>Angiopteris evecta</i> 49		<i>Cladophora</i> 108	
<i>Anthericum</i> 65		<i>Clostridium</i> 179	
<i>Araucaria Cunninghamii</i> 158		<i>C. Pasteurianum</i> 178	
<i>Artemisia fasciculata</i> 151		<i>Cochlearia fenestrata</i> 164	
<i>Arum italicum</i> 66		<i>Cocos nucifera</i> 158	
<i>Asphodelus</i> 65		<i>Colchicum autumnale</i> 66	
<i>Aspidistra elatior</i> 48; 158		<i>C. speciosum</i> 55	
<i>Asplenium nidus</i> 156		<i>Coleus</i> 110	
<i>Azotobacter</i> 179		<i>Coniferae</i> 65	
<i>A. chroococcum</i> 178		<i>Conjugatae</i> 69	
<i>Bacillus denitrificans</i> 174		<i>Corylus Avellana</i> 159	
<i>B. fluorescens liquae-faciens</i> . . 174		<i>Crassulaceae</i> 61; 62	
<i>B. hydrogenes</i> 171; 172		<i>Cucurbita</i> 51; 179	
<i>B. methanicus</i> 172		<i>C. Pepo</i> 122; 130	
<i>B. pantotrophus</i> 171		<i>Cuscuta</i> 168	
<i>B. pyocyaneus</i> 174		<i>Cyclamen europaeum</i> 76	
<i>Bacterium radiclecola</i> 175		<i>Cyperaceae</i> 65	
<i>Bambusa arundinacea</i> 86		<i>Daucus Carota</i> 112	
<i>Beggiatoa</i> 169; 172		<i>Diatomaceae</i> 65	
<i>Betula alba</i> 83; 89; 94; 124; 126; 129; 130		<i>Dicranum</i> 76	
<i>B. verrucosa</i> 156		<i>D. scoparium</i> 119	
<i>Brassica sinapistrum</i> 151		<i>Dioscoreaceae</i> 65	
<i>Bryum</i> 76		<i>Elaeagnus</i> 177	
<i>B. caespitium</i> 119		<i>Elodea</i> 24; 38; 73; 76; 107; 116; 117	
<i>Buxus sempervirens</i> 119; 156		<i>E. canadensis</i> 23; 72; 77; 86; 88; 117	

	Срп.		Срп.
<i>Elymus arenarius</i>	158	<i>Mesocarpus</i>	38; 39
<i>Endocarpum miniatum</i>	156	<i>Mimoseae</i>	149
<i>Eucalyptus</i> 143; 149		<i>Mnium</i>	65
<i>Euonymus japonicus</i> 61		<i>Musa Ensete</i>	66
<i>Fagus silvatica</i> 83; 89; 124; 126; 129; 130; 156; 157; 159		<i>Muscari</i>	65
<i>Fontinalis</i> 73; 91; 92		<i>Myrica</i>	177
<i>Fragaria vesca</i> 130		<i>M. gale</i>	178
<i>Frullania dilatata</i> 65		<i>Myrsinaceae</i>	177
<i>Fumariaceae</i> 65		<i>Negundo aceroides</i>	132
<i>Funaria</i> 39; 40		<i>Nerium Oleander</i> 56; 72	
<i>F. hygrometrica</i> 38; 63		<i>Nicotiana Tabacum</i> 66	
<i>Galanthus</i> 64		<i>Nithophyllum laceratum</i> 115	
<i>Gentianaceae</i> 65		<i>Nitrobacter</i>	170
<i>Geraniaceae</i> 65		<i>Nitrosococcus</i>	170
<i>Glyceria spectabilis</i> 72		<i>Nitrosomonas</i>	170
<i>Gramineae</i> 65; 143; 149		<i>Nuphar advena</i>	55
<i>Grimmia conferta</i> 118		<i>Nymphaea</i>	66
<i>Hedera Helix</i> 159		<i>Orchis fusca</i>	65
<i>Hedwigia albicans</i> 65		<i>Ornithogalum</i> 64; 65	
<i>Helianthus</i> 179		<i>Orobanchae</i>	168
<i>H. annuus</i> 58; 66; 72; 126; 130; 132; 133; 151; 165; 166		<i>Orthotrichum</i> 65; 76	
<i>H. tuberosus</i> 81		<i>O. affine</i>	119
<i>Heimerocallis</i> 65		<i>Oxalidaceae</i>	149
<i>Hottonia palustris</i> 77		<i>Oxalis Acetosella</i>	149
<i>Hyacinthus</i> 64		<i>Panicum italicum</i>	151
<i>Hydrangea</i> 104; 105		<i>Papaveraceae</i>	65
<i>Hydrocharis morsus ranae</i> 65		<i>Papilionaceae</i>	65
<i>Ilex Aquifolium</i> 119		<i>Parmelia saxatilis</i>	156
<i>Impatiens</i> 110		<i>Pelargonium</i>	76
<i>I. parviflora</i> 65		<i>P. peltatum</i> 75; 130; 139	
<i>Iridaceae</i> 65		<i>P. Zonale</i> 76; 138	
<i>Iris</i> 64		<i>Pellia</i>	65
<i>J. Germanica</i> 65		<i>Pelodictyon clathratiforme</i> . . 186; 187	
<i>Juncaceae</i> 65		<i>Petasites albus</i> 72; 133	
<i>Kantia</i> 65		<i>P. officinalis</i>	132
<i>Lactuca Scariola</i> 149		<i>Pertusaria amara</i>	156
<i>Lappa tomentosa</i> 139		<i>Phaseolus</i>	110
<i>Laptozia</i> 65		<i>Ph. multiflorus</i>	165
<i>Larix europaea</i> 83; 89; 126; 129; 130; 158		<i>Ph. vulgaris</i> 79; 112; 151	
<i>Larix decidua</i> 156		<i>Phyllosiphon</i>	69
<i>Lathraea</i> 168		<i>Phytophysa</i>	69
<i>Laurentia obtusa</i> 115		<i>Picea Engelmanni</i>	158
<i>Laurus nobilis</i> 125		<i>P. excelsa</i> 83; 95; 124; 126; 129; 130	
<i>Leguminosae</i> 143; 149		<i>Pinus genevensis</i>	59
<i>Lepidium sativum</i> 164		<i>P. Laricio</i>	77
<i>Limodorum abortivum</i> 123		<i>P. montana</i>	119
<i>Lithothamnion calcareum</i> 115		<i>P. Pinea</i>	166
<i>Lobeliaceae</i> 65		<i>P. silvestris</i> 83; 89; 124; 126; 129; 130; 158	
<i>Luffa</i> 51		<i>Pisum sativum</i>	112
<i>Lupinus luteus</i> 166; 176		<i>Pithecolobium Saman</i>	156
<i>Lythrum Salicaria</i> 59		<i>Podocarpus</i>	177
<i>Marchantia</i> 65		<i>Polygonaceae</i>	65
<i>Mentha aquatica</i> 59		<i>Polygonum Sacchalinese</i> 133	
		<i>P. Weyrichii</i> 72; 132; 133	
		<i>Polypodium vulgare</i>	157
		<i>Polytrichum juniperinum</i> 76	

	Стр.		Стр.
Populus alba	156	Solanaceae	65
P. pyramidalis	130	Spirillum rubrum	27
Potamogeton crispus	88	S. undula	27
P. lucens	117	Spirogyra	34; 136
Prenanthes purpurea	156	Spirophyllum tenue	172
Primulaceae	65	Taxus baccata	83; 89; 95; 124; 126; 129; 140; 158
Prunus Laurocerasus	78; 79; 80; 81; 86; 88; 117	Theobroma Cacao	158
P. Laurocerasus v. rotundifolia	80	Thiobacillus thioparus	172
Prunus Padus	159	Tilia cordata	122; 125; 126
Quercus Robur	125	T. parvifolia	83; 89; 95; 96; 124; 126; 129; 130; 158; 159
Radula complanata	65	Tropaeolum	110
Raphanus sativus	112	T. majus	67; 72; 112; 132; 133; 165
Ricinus communis	79; 165	Typha latifolia	86
Robinia Pseudacacia	83; 89; 93; 94; 124; 126; 129; 130; 149	Ulotrichales	69
Rosaceae	143; 149	Ulva	49
Rubiaceae	177	U. Lactuca	115
Rubus fruticosus	72; 78; 79; 153	Urtica dioica	49; 88; 139
Rumex alpinus	55	Vaucheria	69
R. obtusifolius	66	Verbascum nigrum	66
Sambucus nigra	125; 142	V. ovalifolium	151
Saxifraga cordifolia	133	Vinca major	59
Schistostega Ocmundacea	163	Volvocales	69
Scilla	65	Wistaria sinensis	49
Sedum acre	156	Yucca	65
S. Maximowiczii	158	Zanichellia	88
Senecio grandifolius	132	Zea	179
S. macrophyllus	55	Z. Mays	126
Siphonocladus	69	Zygophyllum Fabago	151
Siphonales	69		
Silphium laciniatum	143; 149		

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ.

Серия книг, издаваемая под общей редакцией: А. Д. Архангельского, Н. К. Кольцова, В. А. Костицына, П. П. Лазарева и Л. А. Тарасевича. При ближайшем участии в редакционной работе: В. М. Арнольди, В. Ф. Кагана, Т. К. Молодого, В. В. Шарвина и Э. В. Шпольского.

ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ:

1. Фаянс. — Радиоактивность. Перев. и дополнен. Э. В. Шпольского.
2. Омоложение. — Сборник статей под ред. Н. К. Кольцова.
3. Э. Рёзерфорда. — Строение атома и искусственное разложение элементов. Собрание оригинальных работ (1919—1922). Подготовил к печати Э. В. Шпольский.
4. А. Вейль. — Внутренняя секреция. Перевод Н. М. Гуляевой, под редакцией Н. К. Кольцова.
5. Р. Гольдшмидт. — Механизм и физиология определения пола. С добавлениями автора к русскому изданию. Перев. П. И. Живого, под редакцией Н. К. Кольцова.
6. В. Нернст. — Мироздание в свете новых исследований. Перевод Г. С. Ландсберга.
7. П. П. Лазарев. — Ионная теория возбуждения.
8. Э. Борель. — Случай. Введение в теорию вероятностей. Перевод под редакцией В. А. Костицына.
9. А. Вегенер. — Происхождение луны и ее кратеров. Перев. под ред. А. Д. Архангельского и В. А. Костицына.
10. Сванте Аррениус. — Жизненный путь планет. Перевод под редакцией В. А. Костицына.
11. Нильс Бор. — Три статьи о спектрах и строении атомов. Перевод С. И. Вавилова.
12. Э. Фрейндлих. — Основы теории тяготения Эйнштейна. Перевод под ред. В. К. Фредерикса.
13. Т. Г. Морган. — Структурные основы наследственности. Перевод под ред. В. Н. Лебедева.
14. Ф. В. Астон. — Изотопы. Перевод под редакцией А. П. Афanasьева.
15. Л. Ж. Гёндерсон. — Среда жизни. Перевод под редакцией С. Н. Скадовского.

ПЕЧАТАЮТСЯ:

- М. В. Павлова. — Вымирание животных в прошедшие геологические эпохи.
- Ж. Перрен. — Атомы. С предисл. автора к русскому изданию.
- А. Вегенер. — Происхождение континентов и океанов.
- Э. Борель. — Пространство и время.
- Т. И. Юдин. — Евгеника.
- Омоложение. Сборник статей под ред. Н. К. Кольцова, вып. 2.
- Н. А. Изгарышев. — Современное состояние теории растворов.
- В. Н. Любименк. — Процесс синтеза в мире растений.
- Его же. — Растительные пигменты.
- К. Арнат. — Коллоиды и их значение в технике. Перевод Н. А. Изгарышева.